ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

5

МАЙ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 582.4 : 581.524 (235.31 + 571.511)

© В. Б. Куваев,[1] В. Ю. Воропанов[2]

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ БООТАНКАГА (ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ГОР БЫРРАНГА, ТАЙМЫР)

V. B. KUVAEV, V. Ju. VOROPANOV. ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN THE BASIN OF THE BOLSHAYA BOOTANKAGA RIVER (WESTERN PART OF BYRRANGA MTS., TAIMYR)

[1] Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
[2] Камчатоблохотуправление
683024 Петропавловск-Камчатский, пр. Рыбаков, 19
Поступила 24.11.2003

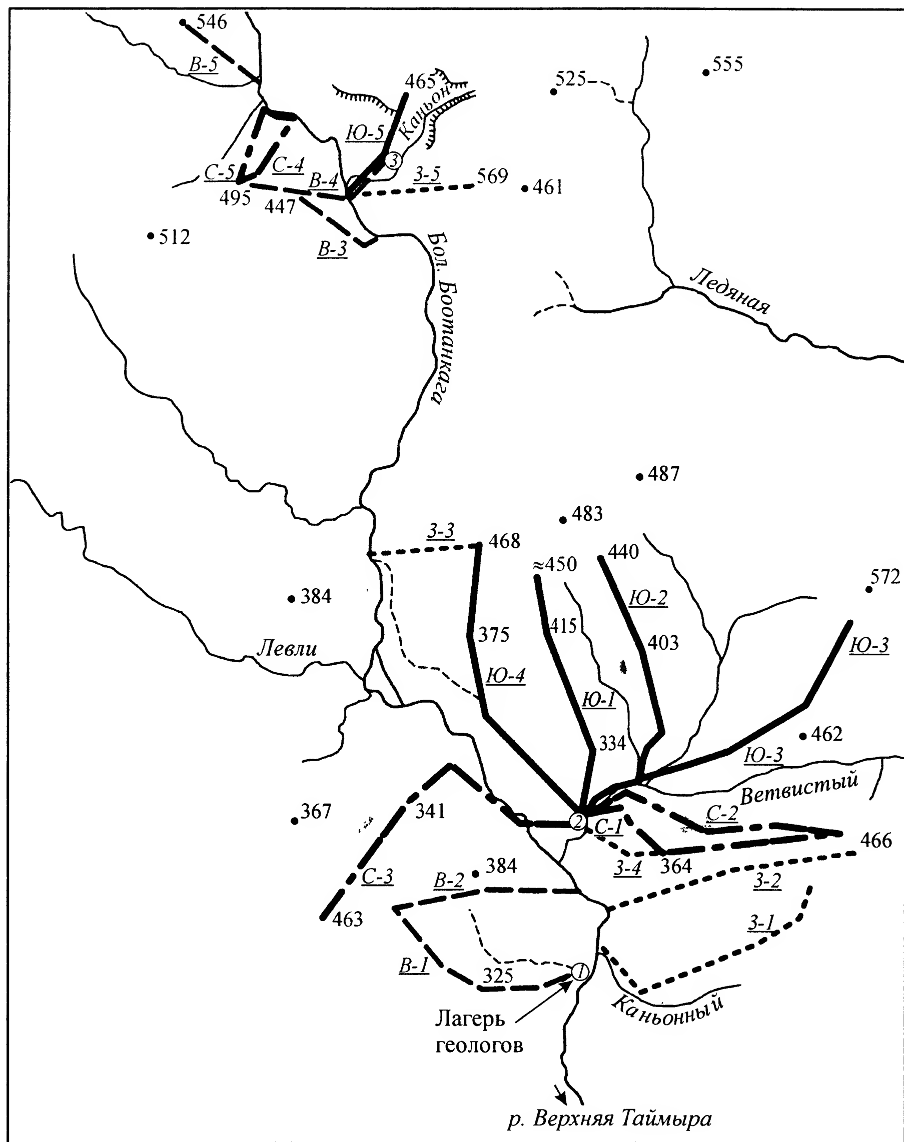
Данная статья завершает серию публикаций о высотном распределении сосудистых растений на Енисейском трансекте: Саяно-Шушенский заповедник — Западный Саян, Енисейский кряж, Путорана, Бырранга. Сосудистая флора бассейна р. Большая Боотанкага включает 238 видов. В пределах 4 высотных поясных выделов представлено 7 высотно-ценотических групп (ВЦГ) от I (растения речных долин) до VII (растения пояса гольцовых пустынь), проведены их анализ и сопоставления с субарктическими горами Путорана.

Ключевые слова: Таймыр, горы Бырранга, сосудистые растения, их распределение, высотно-ценотические группы.

Материалы к предлагаемой статье собирались на левом притоке р. Верхней Таймыры — р. Большая Боотанкага в горах Бырранга (Таймыр, 74°11′—74°31′ с. ш., 97°45′—98°08′ в. д.) (рис. 1). Полевые работы велись с 6 VII по 13 VIII 1991 г. В. Б. Куваевым и В. Ю. Воропановым в содружестве с Ю. П. Кожевниковым (СПб., БИН РАН), проводившим флористическое обследование территории.

Распределение растений в горах связано не только собственно с высотой и другими физико-географическими факторами, но и определенной высотной поясностью. В бассейне р. Большая Боотанкага намечается 4 поясных выдела, границы которых извилисты и не всегда отчетливы: I — растительность долин (р. Б. Боотанкага и низовья ее притоков[1]). В пределах обследованного течения р. Б. Боотанкага выдел поднимается с подъемом долины от 35 до 100 м над ур. м., сохраняя свою однородность; II — нижний тундровый пояс (подпояс?): дриадовые, кассиопейные и другие горные тундры, часто пятнистые, 35 (100)—250—300, в среднем до 275 м; III—верхний тундровый пояс (подпояс?): высокогорные тундры — новосиверсиевые, маковые, арктосибирско-осоковые и др., фрагменты гольцовых

[1] Фактически, как установил В. Б. Сочава (1927), долины имеют свою систему поясности; здесь имеется в виду растительный покров нижних отрезков долин (до 100 м над ур. м.), откуда закладывались профили; ландшафтно эти отрезки начинают собой общую систему поясов, включающую внизу долинный пояс, выше — склоновые пояса.



① 1 — 2 — 3 — 4 — 5 — В-1 6 — •367 7

Рис. 1. Схема прокладки профилей в бассейне р. Б. Боотанкага (хр. Бырранга).

1 — лагерь геологов, *2—5* — профили (*2* — южные, *3* — северные, *4* — западные, *5* — восточные), *6* — названия профилей («*В-1*» — восточный первый и т. д.), *7* — вершины (•367 — высота 367 м над ур. м.).

пустынь, 250—300 — 465—650, в среднем до ~510 м. По сравнению с поясом II флора сосудистых растений очень обеднена; IV — пояс холодных гольцовых пустынь (ХГП) с участием фрагментов высокогорных новосиверсиевых, лишайниково-моховых и других тундр. Выше 465—550 м; особенно отчетливо господство ХГП с 600 м. По данным 10 замеров с выходом в ХГП средняя высота нижней границы — 465 м.

С названными поясными выделами увязывается высотное распределение растений по данным 20 высотных профилей, ряда частных замеров и гербарных коллекций. Профили прокладывались по склонам 4 главных экспозиций — С (28 описаний), В (31), Ю (30) и З (30); всего 119 описаний. Гербаризировались лишайники, мохообразные, сосудистые растения; последних загербаризировано 750 листов. Коллекция сосудистых растений хранится в гербариях Московского университета (MW), Ботанического института РАН (LE), Всероссийского института лекарственных и ароматических растений — ВИЛАР (MOSM), Таймырского заповедника; мохообразных — в гербарии Московского университета (MW), лишайников — в Ботаническом институте РАН (LE).

Собранные материалы легли в основу предлагаемой характеристики распределения видов сосудистых растений по высотно-ценотическим группам (ВЦГ). Поскольку поясная структура в заполярных горах упрощена (отсутствуют пояса древесной растительности, подгольцовый), число ВЦГ оказывается здесь также уменьшенным сравнительно с субарктическими горами. Их насчитывается, по нашим данным, 7, хотя границы между ними, как и между поясными выделами, не всегда четки: I — растения речных долин (62 вида); II — речных долин, заходящие в горные тундры (75); III — высотные убиквисты (34); IV — тундрового пояса в целом (30); V — выклинивающиеся в средней части склонов (20); VI — верхней части тундрового пояса (14); VII — пояса гольцовых пустынь (3).

Всего в профилях выявлено 238 видов и подвидов сосудистых растений. Наша задача облегчалась относительной изученностью флоры гор Бырранга (Кожевников, 1981а, б, 1982, 1992, 1983, 1993; Рапота, Кожевников, 1981; Соколова, 1982; Кожевников, Рапота, 1983; Сафронова, Соколова, 1989; Поспелова, 1994, 1995; Поспелова, Поспелов, 2000, 2002, и др.) и, в частности, бассейна р. Б. Боотанкага (Кожевников, 1992; Поспелова, Куваев, 1994). Ниже приводим данные по высотно-ценотическим группам.

I ВЦГ — растения речных долин

В ландшафтах Бырранги достаточно выработанные долины — один из самых четких и автономных выделов. Здесь сосредоточено много видов, в других поясах нами не отмеченных. Это вторая по численности видов группа (табл. 1; рис. 2, *I*), которая включает как виды, почти всегда связанные с долинами (*Arctophila fulva*,[2] *Chamaenerion latifolium*, *Matricaria hookeri*),так и виды, обычные на менее северных территориях на склонах в вышележащих поясах (*Calamagrostis holmii*, *Carex lachenalii* и др.). По-видимому, здешние широты оказываются для них слишком суровы и продвигаться сюда и далее на север они в состоянии только по укрытым речным долинам (Куваев, 1976а).

В составе геоэлементов доминируют арктические виды, которых с 8 метаарктическими 27 (43.6 %) (*Calamagrostis holmii*, *Cochlearia arctica*, *Artemisia tilesii*). На втором месте арктоальпийцы — 9 видов (14.5 %) (*Eriophorum callitrix*, *Pedicularis amoena*). В сумме перечисленные элементы составляют 68 % от численности всей группы. Заметна в этой группе и роль бореального элемента (бореальных видов 3 — *Festuca rubra* и др., арктобореальных 4 — *Cardamine pratensis*). Характерно наличие (криофильно) степных *Agropyron karawaewii* (*Elytrigia villosa*) и *Thlaspi cochleariforme*. Что же касается горных видов, то роль их невелика: преобладают варианты монтанного элемента (*Chamaenerion latifolium*); с субальпий-

[2] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

ТАБЛИЦА 1

1 ВЦГ. Растения речных долин

	Виды	Высота, м над ур. м.		Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100		
1	*Equisetum pratense*	8, sol		Б	Ц
2	*E. scirpoides*	5, sol		АБ	ГолА
3	*Alopecurus alpinus* subsp. *borealis*	5, sp-sol		ААл	САз
4	*Calamagrostis holmii*	5, sol		А	Аз
5	*Trisetum molle*	5, sol		ГаБ	АмАз
6	*T. sibiricum* subsp. *litorale*	5, sol		А	АляскАз
7	*T. spicatum*	10, sol		ААл	Ц
8	*Arctophila fulva*	13, sp-cop_2		АГа	Ц
9	*Poa alpigena* subsp. *colpodea*	5, sol	5, sol-sp	ГаА	Ц
10	*Festuca rubra*	10, sp-sol	5, sp-sol	Б	Ц
11	*Bromus sibiricus* subsp. *flexuosus*	21, sol-cop_2		Б	ВАз
12	*Agropyron karawaewii* (*Elytrigia villosa*)	10, sol-cop_3		Ст	ВСиб
13	*Elymus ajanensis* (*Leymus interior*)	5, sol		АГа	СВАз + Ам
14	*Eriophorum callitrix*	8, sp		ААл	АмАз
15	*E. medium*	13, cop_{1-3}	5, sp	Га	Ц
16	*E. polystachion* subsp. *triste*	10, sol-cop_2	5, sol-cop_2	А	Ц
17	*Carex atrofusca*	8, sol		ААл	Ц
18	*C. lachenalii*	8, sol		ААл	Ц
19	*C. procerula*	6, sol		АлА	Ц
20	*C. redowskiana*		5, sol	Га	Сиб
21	*C. saxatilis*	13, sp-cop_2		Га	Ц
22	*Juncus castaneus*	5, sol		АГа	Ц
23	*Luzula multiflora* subsp. *sibirica*	5, sp-cop_1		АлА	Аз
24	*L. tundricola*	5, sol		А	АмАз
25	*Salix glauca*	5, sol		САлГа	Ц
26	*S. lanata*	13, sol-sp		АлГа	Ц
27	*Betula nana*	11, sp		Га	ЗСибЕ
28	*B. rotundifolia* cfr.	5, sol		М	ЮСиб
29	*Stellaria palustris* aff.	5, sol		ГаБ	АзЕ
30	*Cerastium beeringianum*	5, sol		ГаАл	АмВАз
31	*Minuartia stricta*	6, sol		ГаАл	Ц(>Сиб)
32	*Gastrolychnis angustiflora*	6, sol		А	ЕСиб
33	*Delphinium middendorffii*	5, sol		ГаА	Сиб
34	*Thlaspi cochleariforme*	10, sol		АСт	Аз
35	*Cochlearia arctica*	5, sol	5, sol	А	→Ц
36	*C. groenlandica*	6, sol		А	Ц
37	*Cardamine pratensis* s. l.	13, sp-sol		АБ	Ц
38	*Draba cinerea*	5, sol		МА	~Ц
39	*D. glacialis*	5, sol		А	ВЕАз
40	*D. hirta*	20, sol-sp		МА	~Ц
41	*D. sambukii*	6, sp		А	СрСиб
42	*Braya purpurascens*		5, sol	А	Ц
43	*Chrysosplenium tetrandrum*	5, sol		ГаА	→Ц
44	*Potentilla kusnetzowii*	5, sol		МА	АмфАтл
45	*Astragalus tugarinowii* s. l.	20, sol-sp		МА	АляскАз
46	*Chamaenerion latifolium*	21, sp	5, cop_1	ГаМ	АзАм
47	*Androsace triflora*	5, sol		А	Сиб
48	*Armeria maritima*	21, sp-sol		АлА	Ц
49	*Polemonium pulchellum* aff.	38, sol-sp	5, sol	АМ	СВАз
50	*Pedicularis amoena*	10, sp		ААл	УрАз

	Виды	Высота, м над ур. м.		Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100		
51	*P. sudetica* subsp. *albolabiata*	38, sp-sol	10, sp-sol	А	АзАм
52	*P. sudetica* subsp. *interioroides*	10, sp-sol		МетА	АмАз
53	*Erigeron eriocephalus*	10, sol-sp		А	Ц
54	*E. komarovii*	10, sol-cop_1	5, sol	МетА	АляскВАз
55	*E. silenifolius*		5, sol	Га	Аз
56	*Matricaria hookeri*	5, sol		А	Ц
57	*Artemisia borealis*	10, sol-sp	5, sol	АМ	АмАз
58	*A. tilesii*	5, sol		МетА	АмАз
59	*Petasites frigidus*		5, sol	АБ	→Ц
60	*Taraxacum ceratophorum*	5, sol		АБ	АмАз
61	*T.* sp.	5, sol		А	СрСиб
62	*Crepis nana*		5, sol	ААл	АмВАз

Примечание. Здесь и в других таблицах арабские цифры — высотная приуроченность видов, %. После запятой дается обилие видов по шкале Друде. Геоэлементы: А — арктический, ААл — арктоальпийский, АБ — аркто-бореальный, Ал — альпийский (~гольцовый), АлА — альпийско-арктический (~метаарктический), Б — бореальный, ВысА — высокоарктический, Га — гипоарктический, ГаАл — гипоаркто-альпийский, ГаБ — гипоаркто-бореальный, Ст — криофильно-степной, М — монтанный (горнолесной), МАл — монтанно-альпийский (горный, по всему профилю), МетА — метаарктический, САл — субальпийский (~подгольцовый). Типы ареалов: Аз — азиатский, АзЕ — азиатско-европейский, Аляск — аляскинский, Ам — американский, АмфАтл — амфиатлантический, АмфПац — амфипацифический, Бер — берингийский, В — восточно-, ГолА — голарктический, Е — европейский, ЕСиб — евросибирский, З — западно-, С — северно-, Сиб — сибирский, СрСиб — среднесибирский, УрАз — урало-азиатский, Ц — циркумполярный, ~Ц — почти циркумполярный, →Ц — приближающийся к циркумполярному, Ю — южно-.

ской *Salix glauca* всего 5.8 %. По типам ареалов на первом месте циркумполярные виды — их 25 (*Carex lachenalii*), к ним примыкает голарктический *Equisetum scirpoides*. Американо-азиатских видов 9 (*Artemisia borealis*); при 3 аляскинско-азиатских, 3 азиатско-американских и 2 амфиатлантических общее число видов с американскими связями 17 (>27 %). Прочие типы не имеют преобладающего значения (графики высотного распределения здесь и далее см. рис. 2).

II ВЦГ — растения речных долин, заходящие в тундровый пояс

Крупнейшая группа — 75 видов. По широте диапазона высотного распределения она следует непосредственно за высотными убиквистами; ее виды успешно заселяют как долины, так и склоны. Их нет в гольцовых пустынях, хотя ряд видов достигает их нижней границы. Распределение этих видов по высоте чаще сплошное, но ряд их не отмечен в верхнем тундровом поясе (табл. 2; рис. 2, *II*).

II группа неоднородна: по показателям высотной приуроченности и высотным пределам распространения видов она может быть поделена на 3 подгруппы: 1) виды, едва заходящие из долин в нижнюю часть тундрового пояса, до 100 м или немного выше (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Koeleria asiatica*); 2) виды, заходящие до верхних пределов тундрового пояса, но с наибольшей высотной приуроченностью в долинах (*Bistorta elliptica*, *Saxifraga hirculus*); 3) виды, обычно заходящие до значительных высот, но в долинах имеющие пониженную высотную приуроченность, т. е. в основном склоновые (*Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*). Особняком стоит *Cassiope tetragona*, приближающаяся к убиквистам. Несмотря на достаточно четкую выраженность этих подгрупп, едва ли целесообразно дробить в общем до-

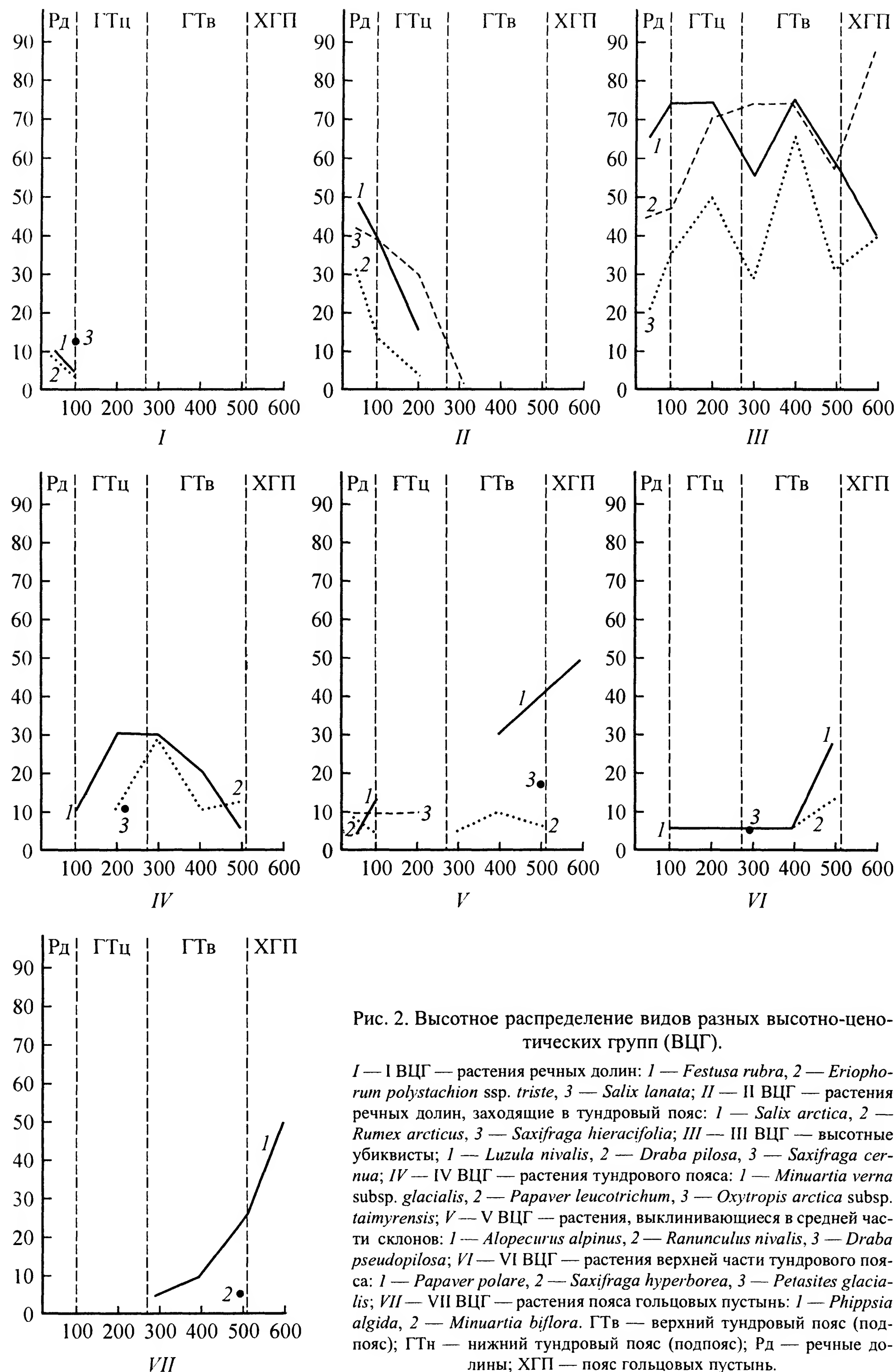


Рис. 2. Высотное распределение видов разных высотно-ценотических групп (ВЦГ).

I — I ВЦГ — растения речных долин: *1* — *Festusa rubra*, *2* — *Eriophorum polystachion* ssp. *triste*, *3* — *Salix lanata*; *II* — II ВЦГ — растения речных долин, заходящие в тундровый пояс: *1* — *Salix arctica*, *2* — *Rumex arcticus*, *3* — *Saxifraga hieracifolia*; *III* — III ВЦГ — высотные убиквисты; *1* — *Luzula nivalis*, *2* — *Draba pilosa*, *3* — *Saxifraga cernua*; *IV* — IV ВЦГ — растения тундрового пояса: *1* — *Minuartia verna* subsp. *glacialis*, *2* — *Papaver leucotrichum*, *3* — *Oxytropis arctica* subsp. *taimyrensis*; *V* — V ВЦГ — растения, выклинивающиеся в средней части склонов: *1* — *Alopecurus alpinus*, *2* — *Ranunculus nivalis*, *3* — *Draba pseudopilosa*; *VI* — VI ВЦГ — растения верхней части тундрового пояса: *1* — *Papaver polare*, *2* — *Saxifraga hyperborea*, *3* — *Petasites glacialis*; *VII* — VII ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь: *1* — *Phippsia algida*, *2* — *Minuartia biflora*. ГТв — верхний тундровый пояс (подпояс); ГТн — нижний тундровый пояс (подпояс); Рд — речные долины; ХГП — пояс гольцовых пустынь.

ТАБЛИЦА 2

II ВЦГ. Растения речных долин, заходящие в тундровый пояс

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.						Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100	200	300	400	400—500		
1	*Huperzia arctica*	8, sol		5, sol	4, sol			А	Ц
2	*Equisetum arvense* subsp. *boreale*	24,5 sol	5, sol					АБ	ГолА
3	*E. variegatum*	6, sol	10, sp	5, sp				ГАМ	Ц
4	*Hierochloë alpina*	26, sol-sp	30, sol-sp	20, sol-sp	5, sol	5, sol		ААл	Ц
5	*Koeleria asiatica*	21, sol-cop_1	15, sol					А	АляскАз
6	*Poa glauca*	5, sp	10, sol	5, sol	10, sp-sol			Ст	Ц
7	*P. sublanata*	33, sol-sp		5, sol-sp	5, sp	5, sol-sp	5, sp	А	Сиб
8	*Festuca rubra* subsp. *arctica*	23, sol-sp	5, sol					ААл	Ц
9	*Eriophorum vaginatum*	5, sp	5, sol					АБ	Ц
10	*Carex concolor*	54, sp-cop_2	15, cop_{2-3}					МетА	Ц
11	*C. misandra*	22, sol-sp	40, sp-sol	40, sol-cop_1	15, sol			АлА	Ц
12	*C. vaginata* subsp. *quasivaginata*	5, sol	15, sol		5, sol		5, sol	ААл	Ц
13	*Juncus biglumis*	20, sp-sol	10, sp-sol		5, sol	5, sol		АлА	Ц
14	*Lloydia serotina*	39, sol-cop_1	60, sp-sol	60, sp-cop_1	67, sp	10, sp-sol		ААл	~Ц
15	*Salix alaxensis*	5, sol	5, sol					САл	~Ц
16	*S. arctica*	48, sol-cop_1	40, sp-sol	15, sol				АлА	Ц
17	*S. pulchra*	58, sol	20, sp-sol					Га	АмАз
18	*S. reptans*	87, sol-cop_3	35, sol-cop_2	15, sol-cop_1		5, sol	5, un	А	ЕАз
19	*Rumex alpestris* subsp. *lapponicus*	12, sol	10, sol	15, sp-sol				ГаА	АзЕ
20	*R. alpestris* subsp. *pseudoxyria*	5, sp	10, sol	5, sol				А	ВАз
21	*R. arcticus*	32, sp-sol	15, sp-sol	5, sol				А	АляскАз
22	*Bistorta elliptica*	45, sol-sp	40, sp-sol	10, sol	10, sol			АГа	АляскВАз
23	*B. vivipara*	92, sol-cop_1	80, sol-cop_1	85, sol-cop_1	34, sol-cop_1			ААл	ГолА
24	*Claytonia joanneana*	18, sp-sol	35, sp-sol	30, sol-cop_1				ААл	СрСиб
25	*Cerastium beeringianum*	11, sol		5, sol				ГаАл	ЗАмВАз

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.						Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100	200	300	400	400—500		
26	*Sagina intermedia*	5, sp-sol					5, un	А	Ц
27	*Minuartia arctica*	56, sol-cop_2	85, sol-cop_1	95, sol-cop_2	56, sol-cop_1	35, sol-sp		ААл	АляскАз
28	*Silene chamarensis* subsp. *pauci-folia*	15, sp-sol	10, sol-cop_1	15, sp-sol				АлА	Сиб
29	*Gastrolychnis apetala*	6, sol	5, sol	5, sol				ААл	Ц
30	*G. involucrata*	20, sp-sol	40, sol-sp	60, sp-sol	69, sp-sol	10, sp-sol		А	Ц
31	*G. tundricola*	10, sp-sol	15, sol	20, sol	24, sol			А	Таймыр
32	*Ranunculus affinis*	10, sol		5, sol				А(АБ)	Ц
33	*Thalictrum alpinum*	5, sol	15, sol	15, sol-sp				ААл	Ц
34	*Papaver lapponicum* s. l.	11, sp-sol	30, sp-sol	30, sp-sol	19, sp-sol	5, sp-sol		А	ЕАз
35	*Eutrema edwardsii*	36, sp-sol	45, sp-sol	35, sol	10, sp-sol			ААл	Ц
36	*Cardamine macrophylla*	5, sp-sol	5, sp-sol					Б	Сиб
37	*Draba fladnizensis*	23, sol-sp	10, sol	5, sol	23, sol			ААл	Ц
38	*D. stenopetala*	5, sol-sp		5, sp	5, sol	5, sol		А	ВАз
39	*Arabis petraea* s. l.	21, sp-sol	10, sp-sol	15, sol	25, sp-sol	5, sol		АГа	(Е)Аз
40	*A. umbrosa*	5, sol			10, sp			А	ЕАз
41	*Alyssum obovatum*	16, sp-sol	5, sol	5, sp				Ст	АляскАз
42	*Parrya nudicaulis*	51, sol-cop_1	65, sp-sol	85, sp-sol	57, sp-sol	25, sp-sol		АлА	Ц
43	*Rhodiola rosea* subsp. *integri-folia*	5, sol		10, sp-sol	5, sol			М	АмфПац
44	*Saxifraga bronchialis* subsp. *spi-nulosa*	16, sp-sol	10, sp-sol					ГаМ	Аз
45	*S. hieracifolia*	41, sp-sol	40, sp-sol	30, sol	4, sol		5, sol	ААл	Ц
46	*S. hirculus*	66, sol-cop_1	50, sp-sol	40, sol-cop_1	44, sol-cop_1			АБ	Ц
47	*S. nelsoniana*	48, sp-sol	70, sp-sol	55, sp-sol	38, sp-sol	10, sp-sol		МетА	АляскАз
48	*Potentilla uniflora*	6, sp	5, sp	25, sp-sol	14, sol			А	ЗАмАз
49	*Dryas octopetala*	40, sol-cop_2	45, cop_{1-3}	65, cop_{1-3}	19, cop_{1-2}	5, sp		ААл	АляскАзЕ
50	*D. punctata*	65, sp-cop_3	40, cop_{1-3}	40, cop_{1-2}	48, cop_{1-2}	20, sp-cop_1		МетА	ЕАз

51	*D. vagans*	5, sp	10, cop_{2-3}		10, cop_1			А	ЕАз
52	*Astragalus alpinus* s. str.	40, sol-cop_1	40, sol-sp	20, sp-sol	14, sol			ААл	Ц
53	*A. alpinus* subsp. *arcticus*	11, sol-sp	5, cop_1	5, sol				МетА	Ц
54	*A. umbellatus*	79, sol-cop_1	80, sp-sol	60, sp-sol	14, sp			АлА	АляскАз
55	*Oxytropis mertensiana*	13, sp	5, sol	10, sol				А	АляскАз
56	*O. middendorffii*	59, sol-cop_3	30, sol-cop_1	10, sol				А	СрВСиб
57	*O. nigrescens*	15, sp-sol	65, sp-sol	45, sol-cop_1	25, sol-cop_3			МетА	ВСиб
58	*Hedysarum arcticum*	10, sol	5, sol					МетА	ЕАз
59	*Epilobium davuricum* subsp. *arcticum*	5, sol	10, sol					ВысА	→Ц
60	*Pachypleurum alpinum*	21, sp-sol	5, sol	5, sol				ААл	Аз
61	*Pyrola grandiflora*	5, sol	15, sol-sp					А	Ц
62	*Ledum palustre* subsp. *decumbens*	6, sol	15, sol(sp)	5, sol				АГа	Ц
63	*Cassiope tetragona*	25, sol-cop_3	80, sol-cop_3	55, sol-cop_1	30, sol-cop_2	20, sol-cop_1		МетА	Ц
64	*Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*	6, sol		8, sol	5, sol			А	ЗАмАз
65	*Pedicularis capitata*	28, sp-sol	25, sol	10, sol				ААл	АмВАз
66	*P. hirsuta*	10, sol	15, sp-sol	20, sp-sol	25, sol	5, sol		А	Ц
67	*P. lanata* subsp. *dasyantha*	8, sol	10, sol	15, sol				А	ЕСиб
68	*P. verticillata*	28, sol	30, sol-un	5, sol				А	(Е)Сиб
69	*Valeriana capitata*	66, sol-cop_1	15, sol-sp	5, sp-sol				ГаАл	ЗАмЕАз
70	*Leucanthemum mongolicum* (*Dendranthema mongolicum*)	15, sol	5, sol	5, sol				ААл	~ВАз
71	*Petasites sibiricus*	12, sol	15, sp-sol	20, sp-sol	4, sol			ААл	САз
72	*Senecio atropurpureus*	25, sol	5, cop_1	5, sp				ААл	Аз
73	*S. resedifolius*	33, sol-un	55, sol-cop_1	65, sol-cop_1	34, sol-cop_1	5, sp		ААл	АмАз
74	*Taraxacum arcticum*	5, sol	5, sol					А	(Е)Аз
75	*T. macilentum*	5, sol	5, sol	4, sol				А	ЕАзАм

статочно целостную ВЦГ растений, представленных как в долинах, так и на тундровых склонах, на самостоятельные группы.

В геоэлементном составе довольно резко возрастает значение арктических видов — их 25, или 33.3 % (*Huperzia arctica*, виды рода *Gastrolychnis*, *Pyrola grandiflora*). С метаарктическими (13 видов — *Carex concolor*) они становятся господствующим элементом — 51 %. Арктоальпийцы удерживают второе место — 18 видов, или 24 % (*Thalictrum alpinum*), с 2 гипоарктоальпийцами (*Cerastium beeringianum*, *Valeriana capitata*) они составляют четверть. Резко падает численность горных видов — это в основном условно относимые к монтанному элементу *Rhodiola rosea* subsp. *integrifolia* и *Saxifraga bronchialis* subsp. *spinulosa*. Криофильно-степных видов 2 — *Poa glauca* и *Alyssum obovatum*. Среди типов ареалов господствует циркумполярный — 30 видов (*Juncus biglumis*), с голарктическими *Equisetum arvense* s. l. и *Bistorta vivipara* — 32 (~43 %). Любопытно соотношение сибирского (включая 2 евросибирских вида — *Pedicularis verticillata*), азиатского и типа с американскими связями — соответственно 11 (*Gastrolychnis tundricola*), 15 (*Pachypleurum alpinum*) и 18 (*Senecio resedifolius*) видов. Таким образом, чем восточнее тип ареала, тем больше он представлен во флоре гор Бырранга. Преимущественно европейский таксон, видимо, всего один — *Rumex alpestris* subsp. *lapponicus*.

III ВЦГ — высотные убиквисты

По сравнению с субарктическими горами группа убиквистов (табл. 3) очень многочисленна — 34 вида (14.3 %), в субарктических горах ее численность чаще ~10 видов. В Арктике ее возрастание связано с узостью высотного профиля, ограниченностью числа поясов и однородно экстремальной физико-географической средой. Все это создает для приспособленных к этой среде видов возможности очень широкого расселения на всем протяжении профиля (рис. 2, *III*).

В группу убиквистов включены виды как представленные выше 500 м, так и не найденные там, поскольку выше этого предела удалось сделать только 3 описания; но при большем числе описаний многие виды, не обнаруженные нами на этой высоте, определенно попали бы в список.

В III группе продолжается снижение числа геоэлементов. В сущности их остается 3: арктоальпийский — 11 видов, или 32.4 % (*Luzula nivalis*), столько же арктических и высоко-арктических (соответственно 8 — *Draba lactea* и 3 — *Deschampsia brevifolia*) и 11 переходных между ними метаарктических (*Poa arctica*). Кроме них отмечен арктобореальный *Chrysosplenium alternifolium* s l. По типам ареалов группа гораздо разнообразнее; безусловно, господствуют циркумполярные виды — 16—47 % (*Saxifraga cernua*). Кроме них выделяются только азиатский — 4 вида, или 12 % (*Eritrichium villosum*) и аляскинско-евразиатский — также 4 (*Poa pseudoabbreviata*) типы. Однако сумма видов с американскими связями в целом также достаточно велика — их 9, или 26.5 % (это американо-азиатская *Acomastylis glacialis*, азиатско-американская *Draba subcapitata* и пр.).

IV ВЦГ — растения тундрового пояса

Сюда включены 30 видов растений всего тундрового пояса, не встреченные ни в речных долинах, ни в гольцовых пустынях (рис. 2, *IV*; табл. 4). Распределение тундровых видов, выклинивающихся в средней части склонов (V ВЦГ) и свойственных преимущественно верхнему подпоясу горных тундр (VI ВЦГ), достаточно специфично и в данную группу они не включаются. В IV ВЦГ различимы 2 не осо-

ТАБЛИЦА 3

III ВЦГ. Высотные убиквисты

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов
		−100	100	200	300	400	>400—500	>500	
1	*Deschampsia brevifolia*	5, sp-sol	15, sol-cop_1	20, sol-cop_2	9, sol-cop_1	25, sp-sol	16, cop_1	50, un-sol	ВысА ЕАзАм
2	*Poa alpigena*	21, sp-sol	30, sp-sol	25, sp-sol	15, sol	10, sp-sol	5, sp		Га Ц
3	*P. arctica*	40, sp-sol	60, sol-cop_1	75, sol-cop_1	77, sp-cop_1	65, sp-sol	46, sp-sol		МетА Ц
4	*P. pseudoabbreviata*	16, sol-sp	5, sol	15, sp-sol	39, sp-sol	40, sp-sol	58, sp-cop_1	50, sp-sol	ААл АляскАз
5	*Festuca brachyphylla*	46, sp-sol	50, sp-sol	75, sp-sol	58, sp-sol	50, sol-cop_1	10, sp-cop_1		МетА Ц
6	*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*	54, cop_{1-2}	50, cop_1-sol	55, cop_1-sol	34, cop_2-sol	25, cop_2	11, sp		МетА ВЕАз
7	*Luzula confusa*	57, sp-sol	85, sol-cop_1	100, sp-cop_1	95, sp-cop_2	80, sp-cop_1	48, sp-sol		ААл Ц
8	*L. nivalis*	75, sp-sol	85, sp-sol	85, sp-cop_1	66, sp-sol	85, sp-cop_1	69, sp-cop_1	50, sol	ААл Ц
9	*Salix polaris*	31, sp-sol	65, sp-cop_{1-2}	85, sp-cop_{1-2}	87, sp-cop_2	90, cop_2	53, sp-cop_1		МетА АляскЕАз
10	*Oxyria digyna*	33, sp-sol	20, sol	25, sp-sol	19, sol	25, sol-cop_1	15, sp-sol		ААл Ц
11	*Stellaria edwardsii*	38, sol-cop_1	35, sp-sol	35, sp-sol	73, sp-cop_1	75, sp-cop_1	90, sp-cop_1	100, sp-cop_1	ВысА Ц
12	*S. peduncularis*	46, sp-cop_1	35, sp-sol	25, sp-sol	14, sp-sol	40, sp-sol	10, sp-sol		ААл Ц
13	*Cerastium regelii*	23, sp-sol	5, sol	25, sp-sol	39, sol(sp)	40, sp-sol	33, sp-sol		А Ц
14	*Minuartia macrocarpa*	20, sp-sol	50, sp-sol	65, sol-cop_1	81, sp-sol	75, sol-cop_1	10, sol		МетА АляскАз
15	*Papaver pulvinatum*	31, sol-cop_1	35, sp-cop_1	50, sp-cop_1	69, sp-cop_1	50, sp-sol	46, sol-cop_1	100, sol	А ВАз
16	*Cardamine bellidifolia*	28, sol	25, sol	35, sol-sp	42, sol	60, sp-sol	69, sp-sol	100, sp-sol	ААл Ц
17	*Draba alpina*	6, sol	10, sp-sol	20, sp-sol	34, sp-sol	15, sp-sol	11, sol	50, sol	МетА Ц
18	*D. lactea*	10, sol	10, sol	20, sol	14, sp-sol	10, sol-cop_1	15, sol		А Ц
19	*D. pilosa*	33, sp-sol	45, sol-sp	60, sp-sol	39, sp-sol	75, sp-sol	41, sp-sol	50, sol	А АляскАз
20	*D. subcapitata*	5, sol	15, sp-sol	40, sol	63, sol	50, sol	36, sol		А АзАм
21	*Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii*	18, sp-sol	65, sp-sol	70, sp-sol	74, sp-sol	50, sol	10, sol		МетА ЗАмВАз
22	*S. cernua*	55, sp-sol	56, sp-sol	80, sol-cop_1	83, sp-sol	85, sp-sol	69, sp-sol	100, sol	ААл Ц
23	*S. flagellaris* subsp. *setigera*	27, sp-sol	55, sp-sol	70, sp-sol	72, sp-sol	20, sp	16, sol		ААл Ц
24	*S. nivalis*	25, sol	20, sp-sol	30, sp-sol	73, sol	80, sol	75, sp-sol	50, sol	ААл Ц
25	*S. serpyllifolia*	23, sp-sol	60, sp-sol	70, sp-sol	81, sp-sol	95, sp-sol	80, sp-sol	50, sp	А Аз

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов	
		−100	100	200	300	400	>400—500	>500		
26	*Chrysosplenium alternifolium*	20, sp-sol	5, sol	15, sol	10, sol	30, sol	10, sol		АБ	ЕАз
27	*Potentilla hyparctica*	15, sol	5, sol	10, sol	38, sol-cop_2	40, sol-cop_1	20, sp-sol		ВысА	Ц
28	*P. hyparctica* subsp. *nivicola*	6, sol	15, sol	20, sp-sol	44, sp-sol	20, sp-sol	15, sol		А	ВАз
29	*Acomastylis glacialis*	57, sol-cop_1	95, cop_1-sol	90, sp-cop_2	90, cop_1	95, cop_1-sol	56, cop_1	+	МетА	ЗАмАз
30	*Eritrichium villosum*	38, sp-sol	40, sp-sol	65, sol	67, sp-sol	60, sp-sol	49, sp-sol		ААл	ЕАз
31	*Myosotis asiatica*	51, sp-sol	50, sp-sol	85, sp-sol	79, sol-cop_1	25, sp-sol	5, sol		ААл	(Е)Аз
32	*Lagotis glauca* subsp. *minor*	55, sol	65, sp-sol	75, sp-sol	48, sol-cop_1	65, sp-sol	48, sol-sp		А	ЗАмЕАз
33	*Saussurea tilesii*	53, sp-sol	55, sp-sol	60, sp-sol	56, sp-sol	25, sp-sol	5, sol		МетА	Аз
34	*S. tilesii* subsp. *putoranica*	8, sol	5, sol	10, sol	15, sol	10, sol	5, sol		МетА	СрСиб

ТАБЛИЦА 4

IV ВЦГ. Растения тундрового пояса (в целом)

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100	200	300	400	400—500	>500		
1	*Cystopteris dickieana*		5, sol						А	Ц
2	*Deschampsia borealis*		10, sp-sol	10, sol	9, sol-cop_1	10, sol-cop_1	15, sol		А	Ц
3	*Poa paucispicula*		5, sol		14, sol	10, sol			А	Аз
4	*Festuca auriculata*			5, cop_1					ААл	Аз
5	*F. ovina* subsp. *elata*			10, sol					ААл	ЕАз
6	*Carex melanocarpa*		10, sp	5, sp					МетА	Аз
7	*C. rupestris*		50, sol-cop_1	50, sp-cop_1	10, sp				ААл	Ц
8	*Tofieldia coccinea*		5, sol	5, sol					ААл	АмАз
9	*Cerastium alpinum* s. l.				5, sp-cop_1				ААл	~Ц

10	*Minuartia verna* subsp. *glacialis*		10, sol	30, sol-sp	29, sol-sp	20, sp-sol	5, sol		А	Ц
11	*Papaver leucotrichum*			10, sp-sol	29, sol-cop$_2$	10, sp-sol	11, sol-cop$_1$		А	СрВСиб
12	*Cardamine microphylla*			5, sol					МетА	АляскВАз
13	*Draba macrocarpa*		10, sol	5, sol	20, sol-sp	5, sp			А	ВСибСАм
14	*D. pauciflora*		5, sol				16, sol		А	АмАз
15	*Erysimum pallasii*			15, sol	5, sol-un				Ст	АмАз
16	*Lesquerella arctica*		5, sol	20, sol					А	ВАзАм
17	*Braya aenea*			5, sp-sol					ААл	С и ЮСиб
18	*Rhodiola rosea* subsp. *arctica*			5, sol					А	СибЕ
19	*Saxifraga cespitosa*			20, sol-sp	75, sp-sol	60, sp-sol	48, sp-sol		ААл	Ц
20	*S. nelsoniana* subsp. *aestivalis*			5, sol					ГаМ	Аз
21	*S. nivalis* subsp. *tenuis*			5, sol		10, sol	5, sol-sp		А	→Ц
22	*Potentilla nivea* s. l.			10, sp-sol					ААл	Ц
23	*P. nivea* subsp. *fallax*		5, sol	5, sp-sol	5, sol				МетА	АзАм
24	*Oxytropis karga*			10, sol					А	СрВСиб
25	*O. putoranica*			5, sp					АлМетА	СрСиб
26	*Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum*		5, sol						ГаБ	Ц
27	*V. vitis-idaea* subsp. *minus*			5, sol					ААл	Ц
28	*Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum*		5, sol		5, sol				ВысА	Сиб
29	*Arnica iljinii*		5, sol						ГаСт	Аз
30	*Senecio tundricola*		5, sol	15, sol					МетА	Аз

бенно четких подгруппы: 1 — виды, связанные преимущественно с нижней частью тундрового пояса (*Tofieldia coccinea*, *Senecio tundricola* и др.); 2 — виды, распространенные (почти) по всему интервалу тундрового пояса (*Deschampsia borealis, Minuartia verna* subsp. *glacialis*). Однако эти подгруппы имеют переходные виды (*Carex rupestris*, *Potentilla nivea* subsp. *fallax*), и разделение их в качестве самостоятельных ВЦГ едва ли целесообразно.

Географогенетический состав близок к предыдущим группам. Здесь преобладают арктический (11 видов, 37 % — *Deschampsia borealis*) и арктоальпийский (10 или 33 % — *Tofieldia coccinea*). Но с присоединением 4 метаарктических видов и высокоарктического *Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum* общее участие широко понимаемого арктического элемента превышает половину численности группы — 53.3 %. Незначительно участие криофильно-степных видов (*Erysimum pallasii*, *Arnica iljinii*). По одному таксону представлены гипоарктобореальный (*Vaccinium uliginosum* s. l. — var. *microphyllum*) и гипоарктомонтанный субэлементы (*Saxifraga nelsoniana* subsp. *aestivalis*). В составе типов ареалов такой четкости нет. Конечно, и здесь главенствуют циркумполярные виды — 10, или 33 % (*Cystopteris dickieana* и др.). Только в IV группе существенно участие азиатских видов, они составляют 20 % от общего числа (*Festuca auriculata*, *Carex rupestris* и др.). Почти столько же видов сибирских, отсутствующих на Дальнем Востоке — 5 (*Oxytropis putoranica*). Видов с американскими связями 7, или 23 % (*Lesquerella arctica*), с европейскими — 3 (*Festuca ovina* subsp. *elata* и др.).

V ВЦГ — растения, выклинивающиеся в средней части склонов

V группа сравнительно невелика — 20 видов. Особенность высотного распределения ее видов — наличие hiatus'а на уровнях, близких к средней части склонов (рис. 2, *V*; табл. 5). При этом в более характерных случаях высотная приуроченность вида повышается к нижнему и верхнему пределам распространения, а к середине склона понижается (*Alopecurus alpinus*, *Ranunculus nivalis*). Возможно, это обусловлено особенностями увлажнения: оно повышено в долинах и на вершинах и прилежащих верхних частях склонов за счет снегонакопления и выхода глубинных вод на поверхность. Средние части склонов оказываются менее увлажненными и менее соответствующими требованиям видов этой группы к условиям увлажнения. Последнее может усиливаться физиологической сухостью благодаря низким температурам в Заполярье. Однако эти предположения нуждаются в экспериментальной проверке. Особенно показательны в V группе виды пушиц (*Eriophorum polystachion* subsp. *triste*, *E. scheuchzeri*).

Аналоги V ВЦГ Бырранга отмечены нами и в субарктических горах — на Восточной Камчатке, Колымском хр. (Куваев, 1986, 1993). Но там причины ее возникновения являются ценотическими — прежде всего это подавляющее действие подгольцовых кедровника *Pinus pumila* и ольховника *Alnus fruticosa* s. ampl.

V ВЦГ не столь определенна по составу геоэлементов, как предыдущие. По численности выделяются только арктические виды — их 7 (*Caltha arctica* и др.); с присоединением к ним высокоарктических *Hierochloë pauciflora* и *Stellaria ciliatosepala* — 9, или 45 %. Метаарктов 3 вида (*Festuca vivipara* и др.), арктоальпийцев — 4 (*Saxifraga foliolosa* и др.); в сумме виды этих близких элементов составляют 35 %. Арктобореальный (*Stellaria crassifolia*), аркто-гипоарктический (*Petasites albiflorus*) и альпийский (*Papaver minutiflorum*, *Draba ochroleuca*) субэлементы не-

ТАБЛИЦА 5

V ВЦГ. Растения, выклинивающиеся в средней части склонов

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов	
		<100	100	200	300	400	400—500	>500		
1	*Hierochloë pauciflora*	27, sol-sp	5, sol-sp			5, sol			ВысА	АмСАз
2	*Alopecurus alpinus*	5, sp-sol	15; sp-sol			30, sp-sol	39, sp-sol	50, sp	МетА	→Ц
3	*Arctagrostis latifolia*	56, sol-cop_1	40, sol-cop_1	25, sp-sol		25, sol-cop_1	18, sp-sol		ААл	Ц
4	*Poa tolmatchewii*	6, sp			5, sol				А	Ц
5	*Dupontia fisheri*	28, sol-cop_1	5, sp-cop_1			5, sol			А	Ц
6	*Festuca vivipara*	10, sp			5, sp-cop_1				МетА	~Ц
7	*Eriophorum polystachion* subsp. *triste*	44, cop_{1-3}	10, cop_{2-3}			5, sp			А	~Ц
8	*E. scheuchzeri*	6, cop_1	10, sp-cop_1			5, cop_2			ГаАл	Ц
9	*Stellaria ciliatosepala*	8, sol			5, sol				ВысА	АмАз
10	*S. crassifolia*	5, sp		5, sol			6, sol		АБ	Ц
11	*Cerastium arvense* subsp. *taimyrense*	5, sp-sol			4, sp-sol				А	ГолА
12	*Caltha arctica*	32, sp-sol	5, sol			5, sol-un			А	АмАз
13	*Ranunculus nivalis*	8, sol-un	5, sol		5, sol	10, sol-cop_1	6, sol-un		А	Ц
14	*Papaver minutiflorum*	10, sp-sol	5, sp-sol			5, sp	5, sp-cop_1		Ал	СВАз
15	*Draba ochroleuca*	11, sol			4, sol	15, sp-sol	5, sol		Ал	ЮСиб
16	*D. pseudopilosa*	10, sol	10, sol	10, sol			16, sp-sol		А	АляскВАз
17	*Saxifraga foliolosa*	13, sol	15, sp-sol	15, sol		20, sp-sol	18, sol		ААл	Ц
18	*S. oppositifolia*	10, sp-sol		5, sp-sol		10, sp-sol	10, sp		МетА	Ц
19	*Pedicularis oederi*	16, sol-sp	15, sol	15, sp-sol		10, sol			ААл	ЗАмЕАз
20	*Petasites albiflorus*	8, sol	5, sol			5, sol			АГа	СрСиб

существенны. Столь же пестр набор типов ареалов. Здесь ведущее значение у циркумполярного типа — 11 видов, или 55 % (*Dupontia fisheri* и др.). Следует отметить и значительный вес группы видов с американскими связями — их 5, или 25 % (*Pedicularis oederi*).

VI ВЦГ — растения верхней части тундрового пояса

Немногочисленная группа (14 видов), в которую включены растения, представленные в верхней части тундрового пояса или распределенные по нему относительно равномерно, но с четким максимумом высотной приуроченности в его верхней части (рис. 2, *VI*; табл. 6). VI ВЦГ в сущности переходна к группе растений гольцовых пустынь; возможно, с накоплением материала ряд видов будет перенесен в эту последнюю группу. Однако большинство видов VI группы является по своей природе все же (горно)тундровыми. Часть видов VI ВЦГ спускается почти до уровня долин, но их максимум высотной приуроченности располагается обязательно в верхних частях профиля, на 400—500 м; нахождения в его нижних частях единичны (*Deschampsia glauca*, *Papaver polare*, *Androsace triflora*). Некоторые виды связаны со средними уровнями (~300 м), но по своей природе это виды более высокогорные и высокоарктические (*Potentilla villosula*, *Petasites glacialis*).

По геоэлементному составу в VI ВЦГ преобладают арктические виды (3 — *Pleuropogon sabinii* и др.); особенно характерны высокоарктические (3 — *Draba oblongata*); с 3 метаарктическими видами (*Potentilla uniflora* s. l.) арктический элемент в широком понимании составляет ~64 % от общей численности группы. 4 вида — арктоальпийцы (*Saxifraga hyperborea* и др.), *Deschampsia glauca* — вид гипоарктоальпийский. Более южных (суб)элементов здесь нет. По типам ареалов преобладают циркумполярные виды — 6, или 43 % (*Poa abbreviata*). На втором месте виды с американскими связями — *Draba oblongata* и др., всего 4. Сибирские и азиатские виды оказываются в меньшинстве — их 3; к ним близок евросибирский *Taraxacum glabrum*.

ТАБЛИЦА 6

VI ВЦГ. Растения верхней части тундрового пояса

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов
		<100	100	200	300	400	400–500	>500	
1	*Deschampsia glauca*		5, cop_1	5, sp	5, sp	20, sp-cop_1	16, cop_1		ГаАл ~Ц
2	*Poa abbreviata*				4, sol	5, sol			ВысА Ц
3	*Pleuropogon sabinii*						5, sol		А Ц
4	*Papaver polare*		5, sol	5, sol	55, sol	5, sp-sol	28, sol		А Ц
5	*Draba nivalis* aff.					5, un	10, sol-sp		МетА ~Ц
6	*D. oblongata*				5, sol	5, sp			ВысА АмАз
7	*D. subfladnizensis*				5, sol				ААл СрСиб
8	*Saxifraga hyperborea*					5, sol	11, sol		ААл Ц
9	*S. redofskyi*					5, sol			МетА ВАз
10	*Potentilla villosula*					5, sol			МетА Бер
11	*Androsace triflora*		5, sol	10, sol	18, sp-sol	50, sol-sp	21, sol-sp		А СВСиб
12	*Petasites glacialis*				sp				ААл СВАз
13	*Taraxacum glabrum*				10, sol				ААл ЕВСиб
14	*T. phymatocarpum*				5, sol				ВысА ВАзАм

VII ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь

Горы в исследованной части бассейна р. Б. Боотанкага сравнительно невысоки. Самое высокое из обследованных поднятий — 596 м (описание 309 произведено на высоте 593 м). Мелкие камни занимают здесь 85 % общей площади; количество видов сосудистых растений еще довольно велико — 10 на площадке 100 м^2, их покрытие — 1—2 %. Более типичных гольцовых пустынь надо ожидать на этой широте на высотах, существенно превышающих 600 м. Поэтому гольцово-пустынная группа выражена в нашем случае слабо — в ней всего 3 вида (табл. 7; рис. 2, *VII*).

ТАБЛИЦА 7

VII ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь

№ п/п	Виды	Высота, м над ур. м.							Геоэлементы, типы ареалов
		<100	100	200	300	400	400—500	>500	
1	*Phippsia algida*			5, sol		10, sp-sol	23, sp	50, sp	ВысА Ц
2	*Minuartia biflora*							5, sol	ААл Ц
3	*Ranunculus sulphureus*		5, sol	5, un	5, sol	20, sol-sp	28, sol-cop_1		ААл ~Ц

Как сказано, на высотах более 500 м произведено всего 3 описания. Поэтому, естественно, эта высотная ступень отражена у нас совершенно недостаточно. Отсюда малочисленность VII ВЦГ и недостаток данных о характере ее состава. В нашем случае в нем 2 арктоальпийских и 1 высокоарктический вид; все они циркумполярные, как и следовало ожидать в верхней части профиля арктических гор.

Заключение

Исследования высотного распределения растений в горах Бырранга — завершающие на Енисейском трансекте: Западный Саян (Куваев, Сонникова, 1980а, б, 2001; Куваев и др., 2002), Енисейский кряж (Куваев, 1991), Путорана (Куваев, 1976б, 1980). Основная часть проложенных нами ранее высотных профилей относится к горам Субарктики. Горы Бырранга — редкий в нашей практике пример арктических гор; он не является вполне удачным, так как горы недостаточно высоки и серия поясов в них неполна: слабо выражен пояс гольцовых пустынь, а нивальный отсутствует вообще. Тем не менее возможен ряд выводов.

Количество поясов в арктических горах ограниченно — выпадают пояса древесной растительности и подгольцовый. Если принимать тундровый пояс за одно целое, то в Бырранге наблюдается всего 3 пояса — речных долин, тундровый и гольцовых пустынь. Отсюда существенное сокращение числа ВЦГ: в Путоране их 11, в Бырранге 7. В системах поясности и высотно-ценотических групп обращает на себя внимание резкая обособленность речных долин, флора и растительность которых противостоят таковым на склоновых местоположениях. Южнее, в Субарктике, подобное «противостояние» наблюдается только в горах с особо экстремальными условиями, например на Колымском хр., где основное флористическое богатство и сомкнутый растительный покров как бы «сваливаются» со склонов в реч-

ТАБЛИЦА 8

Численность видов по высотным ступеням

№ п/п	Высотные ступени, м над ур. м.	Число видов	Доля от общего числа видов (238)
1	<100	182	75.8
2	100	143	59.6
3	200	123	51.3
4	300	99	41.3
5	400	85	35.4
6	400—500	64	26.7
7	>500	14	5.8

Примечание. Количество видов приводится без учета их повторяемости на других ступенях.

ные долины (Куваев, 1986, 1990).[3] Основным по высотной протяженности становится тундровый пояс. Последний в субарктических горах достаточно целостен, но в Арктике дифференцируется на нижне- и верхнетундровый пояса (подпояса). Ландшафтно они разграничены слабо, но по высотному распределению видов и сообществ различаются достаточно четко. Поясные различия подчеркиваются вычленением III ВЦГ — растений, выклинивающихся в средней части склонов. ВЦГ с выклиниванием видов в средней части профиля отмечались и в субарктических горах: Колымский хр., VI ВЦГ (Куваев, 1986), Камчатка, VI ВЦГ (Куваев, 1993). Однако причины вычленения этой группы различны: в Субарктике — фитоценотические (конкурентное воздействие крупных стлаников, образующих подгольцовый пояс — *Pinus pumila*, *Alnus fruticosa* s. l.), в Арктике — условия внешней среды, по-видимому, прежде всего, характер увлажнения в долинах, средних и высокогорных частях склонов.

Всего нами выявлено 238 видов сосудистых растений. Изменение их количества по высотным ступеням как в абсолютном выражении, так и в процентах от общей численности представлено в табл. 8 и на рис. 3.

В общем, падение числа видов с возрастанием высоты происходит совершенно последовательно. Но плавность этого процесса нарушается в 2 случаях. Первый из них — переход от долин к горнотундровым склонам: смежные показатели — 182 и 143 вида, разница 16.3 % при сравнении с общим числом видов всей флоры. Это свидетельство исключительной благоприятности условий в долинах, качественной разнородности долинных и склоновых обитаний. Второй — совершенно скачкообразное падение числа видов с переходом от склонов к платообразным вершинам поднятий. Здесь смежные показатели — 64 и 14 видов, т. е. разница почти 21 %! Это свидетельство предельно резкого изменения условий произрастания на вершинах по сравнению с тундровыми склонами. Что же касается изменения флористического богатства от долин к вершинам, то здесь разница еще более разительна — со 182 видов оно падает до 14 (на 70 %). Такая контрастность в условиях обитаний и богатстве флоры при изменении высоты всего на ~500 м над ур. м. поразительна (табл. 8; рис. 3).

Динамика численности видов с повышением ранга высотно-ценотических групп оказывается столь же постепенной (табл. 9). Эта постепенность прослежива-

[3] Авторам, вероятно, неизвестны работы О. Е. Агаханянца на Памире, где это явление обсуждалось неоднократно (см. его монографию «Аридные горы СССР», 1981 г. и более раннюю работу «Физическая география Памира») (примеч. гл. редактора).

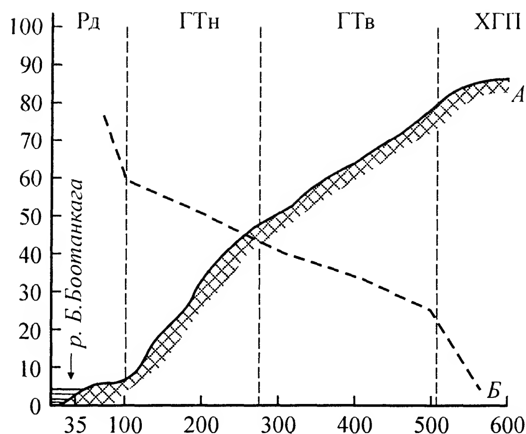


Рис. 3. Схема распределения числа видов сосудистой флоры в бассейне р. Б. Боотанкага в зависимости от высоты над ур. м. и ботанико-географической поясности.

По оси абсцисс — высоты, м над ур. м.; по оси ординат — доля видов, % от общей (238 видов — 100 %). Вертикальные линии — границы поясных выделов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ется и в количестве составляющих группы геоэлементов. В низшей на профиле I ВЦГ — растений речных долин представлено 12 геоэлементов и субэлементов, т. е. почти полный их спектр в данной местности, от криофильностепного и бореального до арктоальпийского (не обнаружены только альпийские виды). В ВЦГ растений пояса гольцовых пустынь всего 2: арктический и арктоальпийский. Довольно близкая картина наблюдается в динамике численности типов ареалов с возрастанием высотного ранга групп. Лидирует здесь циркумполярный тип, остающийся единственным в VII группе.

Из-за небольших высот и обусловленной этим недостаточной выраженности пояса гольцовых пустынь соответствующая VII ВЦГ в исследованных горах по р. Б. Боотанкага представлена очень слабо. Если в соседней в основном субарктической горной местности Путорана она насчитывает 28 видов (Куваев, 1980), то в Бырранга их всего 3. Напротив, группа высотных убиквистов сильно увеличена из-за однородно экстремальных условий практически на всем протяжении профиля — здесь их 34, в Путорана 10.

К наиболее общим особенностям высотного распределения растений и поясности в арктических горах сравнительно с субарктическими можно отнести: 1) весьма ограниченное число поясов — с принятием нижнего и верхнего тундровых подпоясов за 1 тундровый пояс их всего 3; из-за нивелированности внешних условий на всем протяжении профиля; 2) совершенно особую роль речных долин, приобретающих значение самостоятельного пояса и сосредоточивающих в себе большую часть флористического богатства со значительным участием видов, свойственных только долинам; 3) исключительную по численности группу высотных убиквистов — 34 вида, или 14.3 % от общей; в субарктических горах численность этой группы ~10 видов; 4) весьма плавное падение численности видов с возрастанием высоты над ур. м. при наличии 2 переломных уровней: на переходе от речных долин к склонам (<100—>100 м) в речных долинах представлено 75 % всего видового богатства флоры, хотя очень многие виды отмечены и выше; на переходе от склонов к платообразным вершинам с преобладанием гольцовых пустынь (>500 м); выше этого перехода представлено всего 5.8 % от общего числа видов сосудистых растений.

ТАБЛИЦА 9

Сводная таблица по высотно-ценотическим группам гор Бырранга

№ п/п	Высотно-ценотические группы	Число видов	Геоэлементы, субэлементы												
			Ст	Б	АБ	ГаБ	АГа	МетА	Ал	ВысАА	ГаААл	М	ГМ	САл	Ал
I	Речных долин	62	2	3	4	2	4	8	19	—	9	1	3	1	—
II	Долин, заходящие в горные тундры	75	2	1	3	—	1	15	25	1	20	1	2	1	—
III	Убиквисты	34	—	—	1	—	—	1	8	3	11	—	—	—	—
IV	Тундрового пояса	30	2	—	1	—	—	4	11	1	10	—	1	—	—
V	Выклинивающиеся в средней части склонов	20	—	—	1	—	1	3	7	2	4	—	—	—	2
VI	Верхней части тундрового пояса	14	—	—	—	—	—	4	4	3	3	—	—	—	—
VII	Пояса гольцовых пустынь	3	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—
	Всего	238	6	4	11	2	6	45	74	10	59	2	6	2	2

ТАБЛИЦА 9 (*продолжение*)

№ п/п	Высотно-ценотические группы	Число видов	Типы ареалов														Всего
			ГолА	Ц	Амфок + Беринг	ЕСиб	ЕАз	Сиб	В(ср)Сиб	УрАз	ВАа	АляскАз	АмЕАз	АаТ(В)Аз	АзАм	АзЕ	
I	Речных долин	62	1	25	2	2	2	—	7	4	4	3	—	9	3	—	62
II	Долин, заходящие в горные тундры	75	2	30	1	2	8	3	4	4	3	10	2	5	—	1	75
III	Убиквисты	34	—	16	—	—	4	—	1	2	2	4	2	1	2	—	34
IV	Тундрового пояса	30	—	10	—	1	1	—	5	6	—	1	—	3	3	—	30
V	Выклинивающиеся в средней части склонов	20	1	11	—	—	—	—	2	—	1	1	1	3	—	—	20
VI	Верхней части тундрового пояса	14	—	6	1	1	—	—	2	—	2	—	—	1	1	—	14
VII	Пояса гольцовых пустынь	3	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
	Всего	238	4	101	4	6	15	3	21	16	12	19	5	22	9	1	238

Примечание. Расшифровка элементов дана в табл. 1.

Благодарности

Авторы признательны Ю. П. Кожевникову за постоянные консультации по флористике. Выражаем благодарность И. Н. Поспелову за помощь в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожевников Ю. П. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). I // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 11. С. 1549—1560.

Кожевников Ю. П. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). II // Бот. журн. 1981б. Т. 66. № 12. С. 1730—1740.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахайтари (юго-восток гор Бырранга) // Бот. журн. 1982. Т. 60. № 10. С. 1362—1372.

Кожевников Ю. П. В предгорьях и горах Бырранга // Природа. 1983. № 7. С. 36—41.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Кожевников Ю. П. Taraxacum byrrangicum (*Asteraceae*) — новый вид одуванчика с полуострова Таймыр // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 116—118.

Кожевников Ю. П., *Рапота В. В.* Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и смежной увалистой равнины (Таймыр) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1206—1215.

Куваев В. Б. Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее // Ареалы раст. фл. СССР. 3. 1976а. С. 75—85.

Куваев В. Б. Флора сосудистых растений бассейна озера Някшингда (юг Путорана) и ее высотное распределение // Пробл. экол. морфол. раст. М., 1976б. С. 270—298.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 372 с.

Куваев В. Б. Особенности высотного распределения флоры в районах с приморским и континентальным климатом Магаданской области (Колымский хребет) // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 61—65.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений лесного пояса на хребте Колымский // Биол. науки. 1990. № 10. С. 113—123.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений Енисейского кряжа // Биол. ресурсы и биоценозы енисейской тайги. М., 1991. С. 229—250.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений в горах Кроноцкого заповедника (восточная Камчатка) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 25—48.

Куваев В. Б., *Сонникова А. Е.* Высотное распределение сосудистых растений нижней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 4. С. 39—60.

Куваев В. Б., *Сонникова А. Е.* Высотное распределение сосудистых растений лесной (средней) части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 11. С. 24—39.

Куваев В. Б., *Сонникова А. Е.* Высотное распределение сосудистых растений верхней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 2001. Т. 84. № 4. С. 96—112.

Куваев В. Б., *Сонникова А. Е.*, *Бязров Л. Г.*, *Игнатова Е. А.* К познанию гольцовых пустынь Западного Саяна // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 56—70.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений юго-восточных предгорий Бырранга (район озера Прончищева) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. Т. 2. С. 75—96.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга. Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 58—64.

Поспелова Е. Б., *Куваев В. Б.* Дополнение к флоре сосудистых растений бассейна р. Большая Боотанкага (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 112—117.

Поспелова Е. Б., *Поспелов И. Н.* Реликтовые высокоствольные кустарниковые сообщества на северном пределе распространения (центральная часть гор Бырранга, Таймыр) // ИАН. Сер. Геогр. 2000. № 4. С. 92—97.

Поспелова Е. Б., *Поспелов И. Н.* Особенности флоры сосудистых растений гор Бырранга, Таймыр // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 1—16.

Рапота В. В., *Кожевников Ю. П.* К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 549—553.

Сафронова И. Л., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных флор гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 718—731.
Соколова М. В. Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1499—1505.
Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1927. Вып. 21. С. 1—78.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The publication completes the series of articles on the altitudinal distribution of vascular plants on the Yenisei transect (Biosphere Reserve «Sayano-Shushensky», West Sayan; Yenisei Ridge; Putorana Mts.). In 1991, 20 altitudinal profiles containing 119 stand tables were elaborated. The vascular flora numbers 238 species. In 4 altitudinal belts, 7 altitudinal-coenotic groups (ACG) were present: from I (plants of river valleys) to VII (plants of alpine desert belt). An analysis of ACG is presented and some comparisons with subarctic Putorana Mts. are made.

УДК 575.21 : 581.461 : 582.734.4 : 57.017.55

© В. Н. Годин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ. 2. ГЕТЕРОМОРФНЫЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ

V. N. GODIN. VARIABILITY OF FLORAL CHARACTERS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) IN THE CENTRAL AND SOUTH-EASTERN ALTAI. 2. HETEROMORPHIC COENOPOPULATIONS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 28.04.2004

Изучена изменчивость 18 морфологических признаков обоеполых, женских и мужских цветков у растений гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в двух геоботанических подпровинциях Горного Алтая. Дана классификация изученных признаков на группы на основании относительной изменчивости и детерминированности. Показано, что в ряду мужские—обоеполые—женские цветки наблюдается увеличение степени влияния на признаки цветка условий произрастания в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Рассмотрена корреляционная структура признаков мужских, женских и обоеполых цветков в разных ценопопуляциях.
Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, изменчивость, цветок, половая дифференциация, ценопопуляция.

Pentaphylloides fruticosa (L.) Schwarz образует 2 типа ценопопуляций: мономорфные (состоят только из обоеполых растений) и гетероморфные (включают мужские, женские и обоеполые растения) (Годин, 2002). В предыдущем сообщении (Годин, 2005) рассмотрена изменчивость признаков обоеполого цветка в мономорфных ценопопуляциях *P. fruticosa*. Показано, что мономорфные ценопопуляции вида, произрастающие в двух физико-географических подпровинциях и разных поясах растительности, образуют единую группу ценопопуляций. Данная работа посвящена изучению изменчивости признаков мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций.

Ранее нами (Годин, 2004а) было показано, что в ряду от обоеполых к мужским и женским цветкам происходит закономерное увеличение размеров околоцветника и его частей. Пыльники женских цветков, не образуя пыльцу, превратились в стаминодии; в мужских цветках полностью отсутствует гинецей. Женские цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность и стилодии их длиннее, чем у обоеполых.

Некоторые систематики (Löve, 1954; Elkington, 1969; Klackenberg, 1983) относят мономорфные и гетероморфные ценопопуляции *P. fruticosa* к разным подвидам или даже видам. Гетероморфные ценопопуляции обладают более широкой эколо-

гической амплитудой, чем мономорфные. Последние отмечаются в степном поясе и реже — в лесном. Гетероморфные ценопопуляции изредка встречаются в степном поясе и постоянны в лесном и высокогорном поясах в различных сообществах (Годин, 2004б). Спорные таксономические вопросы внутривидового характера свидетельствуют о необходимости детального исследования ценопопуляций *P. fruticosa*. Современные статистические методы анализа данных позволяют уточнить характеристики изменчивости признаков, а также выявить комплексные изменения, наблюдающиеся в пределах ареала вида.

Цель данного сообщения — провести анализ структуры изменчивости признаков мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций *P. fruticosa* в естественных условиях Центрального и Юго-Восточного Алтая.

Материал и методика

Изучено около 1000 обоеполых, женских и мужских цветков в 9 гетероморфных ценопопуляциях из разных районов Горного Алтая. В каждой ценопопуляции исследовали 10—15 особей каждой половой формы. Поскольку особь имеет цветки только одного полового типа (Годин, 2002), с каждого растения собирали 5 цветков в средней части побегов в отдельные марлевые мешочки и фиксировали их в растворе Карнуа. Размеры частей цветков измеряли под бинокуляром МБС-1. Измеряли следующие части цветка: диаметр венчика (A), длину и ширину лепестка (B, C), диаметр чашечки (D), длину и ширину наружного чашелистика (E, F), длину и ширину внутреннего чашелистика (G, H), длину и ширину пыльника (J, K), длину тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (L, M), длину стилодия (O), диаметр рыльца (P), длину и ширину завязи (Q, R). Подсчитывали число тычинок (стаминодиев в женских цветках) (I) и пестиков (в обоеполых и женских цветках) (N). В каждом цветке все морфометрические признаки определяли в 5 повторностях. Данные обработаны методами вариационной статистики (Шмидт, 1984). Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (CV, %), коэффициент детерминации (R^2_m). Для изучения структуры изменчивости признаков применяли метод главных компонент и иерархический дисперсионный анализ (Рокицкий, 1964). При проведении корреляционного анализа использован подход, разработанный Н. С. Ростовой (2002).

На территории Центрального и Юго-Восточного Алтая описаны следующие гетероморфные ценопопуляции (10 ценопопуляций описаны ранее).

Центральный Алтай: *11*. Семинская (лесной суходольный пятилистниково-разнотравно-злаковый луг, общее проективное покрытие (ОПП) — 80 %, проективное покрытие (ПП) *P. fruticosa* — 15 %, Онгудайский р-н, Семинский перевал, высота — 1700 м над ур. м.); *12*. Топучинская (прирусловый еловый закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 50 %, Шебалинский р-н, окр. с. Топучая, высота — 1200 м над ур. м.); *13*. Кучерлинская (лесной деградинированный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 25 %, Усть-Коксинский р-н, берег оз. Кучерлинское, высота — 1500 м над ур. м.); *14*. Карагайская (закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 90 %, ПП *P. fruticosa* — 25 %, Усть-Коксинский р-н, окр. пос. Карагай, высота — 800 м над ур. м.).

Юго-Восточный Алтай: *15*. Курайская-2 (лесной суходольный закустаренный злаково-разнотравный луг, ОПП — 60 %, ПП *P. fruticosa* — 20 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2100 м над ур. м.); *16*. Курайская-3 (закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 95 %, ПП *P. fruticosa* — 15 %, Кош-

Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2200—2400 м над ур. м.); *17*. Курайская-5 (субальпийский закустаренный разнотравно-манжетковый луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2200 м над ур. м.); *18*. Курайская-6 (субальпийский закустаренный разнотравно-злаковый луг, ОПП — 80—90 %, ПП *P. fruticosa* — 15—20 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота — 2100 м над ур. м.); *19*. Чихачевская (парковый лиственничный закустаренный лес с разнотравно-мятликовым травостоем, ОПП — 35—40 %, ПП *P. fruticosa* — 20—25 %, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кокоря, высота — 2200 м над ур. м.).

Результаты и обсуждение

Нами были получены значения и коэффициенты вариации изученных признаков у мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций (табл. 1). Видно, что, несмотря на существенные различия в условиях произрастания, средние значения признаков у обоеполых и мужских цветков в разных ценопопуляциях относительно близки. У женских цветков обращает на себя внимание близость средних значений признаков ценопопуляций внутри одной подпровинции и отличие их между ценопопуляциями разных подпровинций. Так, средний диаметр венчика у цветков Юго-Восточного Алтая достоверно больше, чем у цветков Центрального Алтая — 25.8 и 24.4 мм соответственно ($P = 1 \cdot 10^{-7}$). Тем не менее ни один из 18 рассмотренных признаков у мужских, женских и обоеполых цветков не дает надежного разделения ценопопуляций друг от друга.

Большинство признаков у цветков разных половых типов (табл. 1) имеет средний и низкий уровень изменчивости ($CV < 20$ %). Исключение составляют размеры наружных чашелистиков и число пестиков (у женских и обоеполых цветков), внутрипопуляционная изменчивость которых варьирует от 16 до 56 %. Таким образом, не обнаружено существенных различий по изменчивости признаков у обоеполых, мужских и женских цветков гетероморфных ценопопуляций.

Анализ относительной изменчивости и детерминированности отдельных признаков у растений позволил разделить их на 4 группы, различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании (Ростова, 2002). Как и в случае обоеполых цветков мономорфных ценопопуляций (Годин, 2005), у мужских, женских и обоеполых цветков выделяется 2 группы признаков по общей и согласованной изменчивости: биологические и таксономические индикаторы. К биологическим признакам у всех типов цветков относятся диаметры венчика и чашечки — индикаторы изменчивости цветка в различных условиях произрастания (рис. 1). Они характеризуются относительно низким варьированием ($CV = 10$—12 %) и высокой детерминированностью ($R^2_{ch} = 0.26$—0.33). К таксономическим индикаторам отнесены такие признаки, как число тычинок (стаминодиев у женских цветков), размеры завязи и рыльца, длина стилодия, для которых характерны незначительное варьирование ($CV = 6$—12 %) и низкий уровень связей с другими признаками ($R^2_{ch} = 0.07$—0.11). Таксономические индикаторы автономны в своем развитии, что может быть связано или с более ранним завершением их формирования в онтогенезе цветка (число тычинок или стаминодиев), или с ростом и функционированием их на конечных стадиях онтогенеза (размеры завязей и рыльца). В целом для мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций наблюдаются те же закономерности, которые отмечены для цветков мономорфных ценопопуляций, а именно: четкое разделение признаков околоцветника и генеративных органов по степени детерминации, большая детерминированность

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические показатели цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Признаки	Обоеполые цветки								
	Ценопопуляции Центрального Алтая (№)				Ценопопуляции Юго-Восточного Алтая (№)				
	11	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*
A	$\frac{23.64 \pm 0.22}{8.1}$	$\frac{22.45 \pm 0.27}{10.8}$	$\frac{22.92 \pm 0.19}{6.0}$	$\frac{21.28 \pm 0.15}{8.6}$	$\frac{22.27 \pm 0.22}{9.0}$	$\frac{23.95 \pm 0.23}{8.7}$	$\frac{25.44 \pm 0.36}{12.5}$	$\frac{22.81 \pm 0.36}{14.0}$	$\frac{24.21 \pm 0.37}{9.2}$
B	$\frac{10.48 \pm 0.12}{10.4}$	$\frac{10.11 \pm 0.16}{13.2}$	$\frac{10.14 \pm 0.11}{7.5}$	$\frac{9.02 \pm 0.08}{11.1}$	$\frac{10.09 \pm 0.12}{10.9}$	$\frac{10.37 \pm 0.11}{9.8}$	$\frac{11.34 \pm 0.18}{14.1}$	$\frac{10.05 \pm 0.19}{16.0}$	$\frac{11.57 \pm 0.17}{12.8}$
C	$\frac{9.86 \pm 0.11}{10.0}$	$\frac{9.29 \pm 0.15}{10.7}$	$\frac{9.69 \pm 0.10}{7.3}$	$\frac{8.52 \pm 0.08}{11.5}$	$\frac{9.61 \pm 0.13}{12.2}$	$\frac{10.40 \pm 0.15}{13.1}$	$\frac{10.15 \pm 0.15}{13.4}$	$\frac{9.89 \pm 0.17}{14.3}$	$\frac{11.27 \pm 0.16}{13.0}$
D	$\frac{15.02 \pm 0.17}{9.8}$	$\frac{16.39 \pm 0.30}{16.3}$	$\frac{16.55 \pm 0.18}{7.6}$	$\frac{15.35 \pm 0.12}{10.4}$	$\frac{14.08 \pm 0.18}{11.2}$	$\frac{15.96 \pm 0.12}{6.5}$	$\frac{16.64 \pm 0.21}{11.3}$	$\frac{16.32 \pm 0.30}{16.6}$	$\frac{16.97 \pm 0.15}{7.8}$
E	$\frac{4.29 \pm 0.08}{16.4}$	$\frac{4.83 \pm 0.15}{27.2}$	$\frac{5.30 \pm 0.16}{21.4}$	$\frac{4.89 \pm 0.06}{19.6}$	$\frac{4.25 \pm 0.10}{20.8}$	$\frac{5.20 \pm 0.06}{18.0}$	$\frac{6.01 \pm 0.15}{22.5}$	$\frac{4.97 \pm 0.15}{25.9}$	$\frac{5.53 \pm 0.11}{17.9}$
F	$\frac{1.33 \pm 0.04}{24.5}$	$\frac{2.55 \pm 0.16}{22.8}$	$\frac{1.30 \pm 0.06}{32.3}$	$\frac{1.34 \pm 0.02}{24.6}$	$\frac{1.64 \pm 0.04}{22.1}$	$\frac{2.01 \pm 0.06}{26.6}$	$\frac{2.40 \pm 0.14}{55.6}$	$\frac{1.60 \pm 0.05}{26.1}$	$\frac{1.35 \pm 0.03}{33.2}$
G	$\frac{5.49 \pm 0.06}{9.5}$	$\frac{6.02 \pm 0.12}{17.5}$	$\frac{6.02 \pm 0.05}{6.3}$	$\frac{5.49 \pm 0.04}{10.5}$	$\frac{5.18 \pm 0.07}{12.2}$	$\frac{5.57 \pm 0.05}{8.0}$	$\frac{5.81 \pm 0.08}{13.0}$	$\frac{5.78 \pm 0.14}{20.8}$	$\frac{6.93 \pm 0.11}{9.1}$
H	$\frac{3.97 \pm 0.04}{9.5}$	$\frac{3.63 \pm 0.08}{15.8}$	$\frac{3.85 \pm 0.03}{5.7}$	$\frac{3.40 \pm 0.02}{11.3}$	$\frac{3.77 \pm 0.04}{8.5}$	$\frac{3.93 \pm 0.03}{6.5}$	$\frac{3.75 \pm 0.11}{9.5}$	$\frac{4.36 \pm 0.10}{19.9}$	$\frac{4.09 \pm 0.07}{10.3}$
I	$\frac{23.75 \pm 0.60}{10.2}$	$\frac{22.75 \pm 0.58}{10.2}$	$\frac{20.0 \pm 0.40}{6.3}$	$\frac{26.36 \pm 0.27}{4.4}$	$\frac{26.31 \pm 0.51}{7.7}$	$\frac{26.75 \pm 0.73}{10.9}$	$\frac{25.31 \pm 0.30}{4.8}$	$\frac{23.32 \pm 0.51}{8.7}$	$\frac{25.31 \pm 0.54}{8.5}$
J	$\frac{1.31 \pm 0.01}{9.0}$	$\frac{1.34 \pm 0.02}{12.7}$	$\frac{1.55 \pm 0.01}{6.3}$	$\frac{1.30 \pm 0.01}{7.9}$	$\frac{1.12 \pm 0.01}{9.9}$	$\frac{1.44 \pm 0.02}{11.0}$	$\frac{1.26 \pm 0.01}{10.5}$	$\frac{1.40 \pm 0.02}{13.5}$	$\frac{1.40 \pm 0.02}{15.4}$
K	$\frac{0.99 \pm 0.01}{11.6}$	$\frac{1.00 \pm 0.01}{7.4}$	$\frac{0.99 \pm 0.01}{7.7}$	$\frac{1.03 \pm 0.01}{7.5}$	$\frac{0.89 \pm 0.01}{11.1}$	$\frac{1.10 \pm 0.01}{10.3}$	$\frac{0.94 \pm 0.01}{10.2}$	$\frac{1.04 \pm 0.01}{10.9}$	$\frac{0.99 \pm 0.02}{14.8}$
L	$\frac{3.78 \pm 0.05}{11.7}$	$\frac{3.84 \pm 0.04}{11.0}$	$\frac{3.3 \pm 0.03}{5.5}$	$\frac{2.56 \pm 0.01}{7.0}$	$\frac{3.14 \pm 0.02}{6.3}$	$\frac{3.63 \pm 0.04}{9.8}$	$\frac{3.41 \pm 0.03}{7.7}$	$\frac{3.69 \pm 0.06}{13.5}$	$\frac{3.35 \pm 0.04}{11.0}$

M	3.03 ± 0.07 / 19.1	3.16 ± 0.04 / 15.0	3.87 ± 0.02 / 3.7	3.55 ± 0.02 / 7.8	2.44 ± 0.03 / 11.2	2.83 ± 0.04 / 11.1	2.86 ± 0.03 / 10.7	2.73 ± 0.06 / 18.1	2.44 ± 0.05 / 10.0
N	44.38 ± 1.43 / 12.9	49.69 ± 3.60 / 29.0	53.5 ± 1.73 / 10.2	47.14 ± 2.06 / 16.6	48.13 ± 2.06 / 17.1	46.63 ± 2.04 / 18.1	43.13 ± 2.66 / 24.7	49.19 ± 3.87 / 31.5	58.43 ± 5.09 / 23.8
O	1.40 ± 0.01 / 8.2	1.49 ± 0.03 / 15.1	1.44 ± 0.01 / 4.7	1.31 ± 0.01 / 4.7	1.26 ± 0.02 / 12.5	1.52 ± 0.01 / 5.4	1.58 ± 0.02 / 13.0	1.53 ± 0.02 / 13.0	2.11 ± 0.02 / 8.5
P	0.26 ± 0.004 / 13.4	0.28 ± 0.006 / 18.0	0.26 ± 0.003 / 8.2	0.21 ± 0.002 / 10.4	0.24 ± 0.004 / 16.2	0.27 ± 0.004 / 13.1	0.20 ± 0.004 / 10.3	0.26 ± 0.005 / 18.0	0.42 ± 0.01 / 13.6
Q	0.56 ± 0.009 / 14.6	0.59 ± 0.01 / 8.6	0.59 ± 0.005 / 6.1	0.60 ± 0.003 / 7.3	0.51 ± 0.01 / 17.4	0.64 ± 0.007 / 9.4	0.59 ± 0.01 / 11.1	0.60 ± 0.01 / 10.0	0.71 ± 0.01 / 11.1
R	0.38 ± 0.006 / 13.2	0.41 ± 0.004 / 9.6	0.37 ± 0.003 / 6.4	0.36 ± 0.002 / 9.0	0.33 ± 0.005 / 13.5	0.40 ± 0.003 / 7.4	0.34 ± 0.01 / 11.3	0.41 ± 0.01 / 11.6	0.45 ± 0.01 / 10.2
R^2_m	0.167	0.169	0.075	0.161	0.193	0.182	0.141	0.279	0.176
CV	12.3	15.0	8.8	10.6	12.8	10.9	14.8	16.8	13.3
Женские цветки									
A	23.68 ± 0.18 / 6.9	21.34 ± 0.31 / 12.7	25.91 ± 0.12 / 5.7	24.46 ± 0.19 / 9.4	26.39 ± 0.37 / 12.5	25.33 ± 0.37 / 13.1	27.72 ± 0.26 / 8.2	24.24 ± 0.48 / 11.7	23.63 ± 0.38 / 12.8
B	10.42 ± 0.08 / 6.9	9.09 ± 0.15 / 14.9	11.39 ± 0.07 / 7.7	10.27 ± 0.09 / 11.3	11.14 ± 0.19 / 15.0	10.74 ± 0.19 / 15.8	12.22 ± 0.14 / 9.4	10.34 ± 0.31 / 17.4	10.26 ± 0.18 / 14.2
C	9.50 ± 0.09 / 8.9	8.98 ± 0.14 / 13.3	11.07 ± 0.07 / 8.2	10.65 ± 0.10 / 12.1	11.25 ± 0.19 / 15.4	11.23 ± 0.20 / 15.9	11.53 ± 0.15 / 11.3	10.19 ± 0.21 / 11.8	9.63 ± 0.18 / 15.2
D	17.35 ± 0.17 / 8.5	16.60 ± 0.24 / 12.7	17.64 ± 0.11 / 7.9	16.88 ± 0.15 / 10.4	19.58 ± 0.23 / 10.6	19.27 ± 0.27 / 12.3	19.22 ± 0.18 / 8.0	17.33 ± 0.32 / 12.3	18.82 ± 0.25 / 11.0
E	5.43 ± 0.12 / 19.0	5.48 ± 0.15 / 25.0	6.00 ± 0.07 / 13.8	5.01 ± 0.07 / 18.2	6.44 ± 0.18 / 24.3	6.18 ± 0.20 / 29.3	6.77 ± 0.12 / 15.6	4.53 ± 0.18 / 26.6	6.54 ± 0.16 / 20.1
F	1.66 ± 0.04 / 21.8	1.78 ± 0.08 / 28.5	1.61 ± 0.04 / 24.2	1.69 ± 0.04 / 24.2	2.76 ± 0.11 / 35.1	2.67 ± 0.12 / 39.8	1.81 ± 0.05 / 34.3	1.46 ± 0.06 / 25.3	1.73 ± 0.08 / 20.2
G	6.36 ± 0.07 / 9.3	5.87 ± 0.09 / 13.1	6.23 ± 0.04 / 8.8	6.21 ± 0.06 / 9.7	6.99 ± 0.08 / 10.3	6.86 ± 0.08 / 10.9	7.21 ± 0.08 / 9.7	6.62 ± 0.14 / 13.7	6.93 ± 0.11 / 13.4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признаки	Обоеполые цветки								
	Ценопопуляции Центрального Алтая (№)				Ценопопуляции Юго-Восточного Алтая (№)				
	11	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*
H	4.32 ± 0.04 8.1	4.54 ± 0.05 17.6	4.56 ± 0.03 9.4	4.48 ± 0.04 10.5	5.08 ± 0.05 9.2	5.13 ± 0.05 8.7	5.18 ± 0.07 11.1	5.09 ± 0.09 11.8	4.33 ± 0.03 13.6
I	20.63 ± 0.41 8.0	22.75 ± 0.58 10.2	17.8 ± 0.30 6.0	23.74 ± 0.22 4.7	22.19 ± 0.52 9.3	22.19 ± 0.52 9.3	22.33 ± 0.93 16.1	24.9 ± 0.01 0.7	21.79 ± 0.64 11.0
J	0.90 ± 0.01 9.0	0.95 ± 0.01 11.3	1.02 ± 0.01 8.7	0.86 ± 0.01 10.8	0.88 ± 0.01 10.0	0.91 ± 0.01 12.4	0.92 ± 0.01 11.2	0.98 ± 0.03 20.2	0.97 ± 0.02 17.1
K	0.60 ± 0.01 10.8	0.66 ± 0.01 10.0	0.68 ± 0.01 10.8	0.58 ± 0.01 12.0	0.59 ± 0.01 16.5	0.64 ± 0.02 20.6	0.62 ± 0.01 13.8	0.75 ± 0.02 17.7	0.66 ± 0.01 16.3
L	2.80 ± 0.04 13.9	2.67 ± 0.04 14.3	2.50 ± 0.03 11.7	1.99 ± 0.02 13.5	2.91 ± 0.06 19.4	3.14 ± 0.08 22.6	3.60 ± 0.07 15.0	3.75 ± 0.10 17.8	3.17 ± 0.15 17.9
M	2.16 ± 0.04 16.3	2.06 ± 0.04 15.2	3.11 ± 0.03 10.5	2.74 ± 0.03 12.0	2.34 ± 0.06 21.9	2.55 ± 0.07 24.3	2.90 ± 0.06 15.3	2.89 ± 0.08 17.8	2.44 ± 0.05 17.9
N	62.75 ± 4.68 29.8	57.56 ± 5.61 39.0	51.65 ± 2.51 16.7	57.3 ± 1.75 18.3	61.63 ± 2.27 14.7	57.94 ± 2.49 17.2	53.43 ± 2.78 19.5	51.11 ± 3.06 18.0	58.43 ± 5.09 32.6
O	1.90 ± 0.02 7.2	1.86 ± 0.01 7.0	1.95 ± 0.01 4.0	1.77 ± 0.01 6.3	2.02 ± 0.02 7.8	2.05 ± 0.02 8.9	2.23 ± 0.02 7.5	2.17 ± 0.03 8.1	2.11 ± 0.02 6.3
P	0.38 ± 0.006 13.3	0.36 ± 0.005 15.0	0.33 ± 0.002 9.0	0.32 ± 0.002 9.6	0.40 ± 0.006 13.2	0.40 ± 0.006 13.1	0.34 ± 0.01 12.4	0.39 ± 0.006 10.3	0.42 ± 0.01 12.3
Q	0.69 ± 0.007 8.5	0.71 ± 0.01 14.1	0.65 ± 0.004 7.3	0.67 ± 0.005 8.1	0.73 ± 0.01 10.2	0.72 ± 0.008 10.3	0.72 ± 0.01 5.9	0.68 ± 0.01 8.0	0.71 ± 0.01 8.4
R	0.42 ± 0.004 9.2	0.43 ± 0.01 13.2	0.41 ± 0.003 7.9	0.41 ± 0.003 8.4	0.45 ± 0.004 8.6	0.46 ± 0.004 8.0	0.44 ± 0.01 8.9	0.46 ± 0.01 7.9	0.45 ± 0.01 10.6
R^2_m	0.241	0.128	0.236	0.294	0.204	0.257	0.095	0.251	0.170
CV	12.0	15.9	9.9	11.6	14.7	16.3	13.0	14.2	14.8

Мужские цветки

A	26.56 ± 0.18 6.0	23.40 ± 0.32 12.5	26.70 ± 0.32 8.2	25.06 ± 0.17 8.0	26.98 ± 0.22 7.4	27.76 ± 0.16 5.1	29.06 ± 0.34 10.3	26.91 ± 0.28 6.9	25.14 ± 0.26 13.7
B	11.86 ± 0.10 7.3	10.70 ± 0.16 14.1	11.77 ± 0.14 9.1	10.70 ± 0.10 11.4	12.13 ± 0.13 9.6	12.38 ± 0.10 7.1	13.39 ± 0.17 10.6	11.87 ± 0.22 12.2	10.87 ± 0.20 16.6
C	11.47 ± 0.13 10.5	10.08 ± 0.13 14.0	11.30 ± 0.10 10.1	10.65 ± 0.09 11.8	10.36 ± 0.10 8.3	11.68 ± 0.17 12.7	12.98 ± 0.13 8.5	10.94 ± 0.20 12.1	10.07 ± 0.18 15.9
D	17.33 ± 0.17 8.8	17.29 ± 0.20 10.1	18.08 ± 0.19 8.2	17.02 ± 0.13 12.0	17.40 ± 0.15 7.8	19.80 ± 0.16 7.3	18.95 ± 0.14 6.7	17.32 ± 0.24 10.2	18.15 ± 0.20 9.9
E	5.40 ± 0.12 19.3	6.08 ± 0.12 17.4	6.43 ± 0.12 15.0	5.10 ± 0.07 20.3	5.92 ± 0.11 17.0	7.09 ± 0.13 15.8	6.79 ± 0.11 13.8	5.24 ± 0.14 20.2	6.11 ± 0.11 16.5
F	1.51 ± 0.05 29.3	1.89 ± 0.06 24.4	1.56 ± 0.04 19.2	1.46 ± 0.03 25.0	1.78 ± 0.34 18.9	2.61 ± 0.05 18.5	1.50 ± 0.05 40.1	1.45 ± 0.03 17.5	1.70 ± 0.03 23.8
G	6.80 ± 0.07 9.0	6.34 ± 0.08 11.5	6.44 ± 0.08 9.8	6.57 ± 0.05 10.3	6.37 ± 0.06 8.4	7.55 ± 0.09 10.7	7.33 ± 0.07 8.2	7.02 ± 0.12 12.4	7.09 ± 0.10 12.0
H	4.44 ± 0.06 11.9	4.61 ± 0.05 12.9	4.40 ± 0.04 9.1	4.14 ± 0.03 11.0	4.48 ± 0.03 6.6	5.11 ± 0.06 10.1	4.73 ± 0.08 11.9	4.71 ± 0.05 7.4	5.06 ± 0.06 10.0
I	19.70 ± 0.30 6.1	21.50 ± 0.53 9.9	16.50 ± 0.29 7.8	21.96 ± 0.30 5.8	21.06 ± 0.49 9.3	19.88 ± 0.12 2.4	19.67 ± 0.13 1.3	19.55 ± 0.11 1.8	18.75 ± 0.54 11.5
J	1.59 ± 0.02 9.6	1.42 ± 0.02 10.4	1.49 ± 0.01 7.2	1.38 ± 0.01 8.5	1.23 ± 0.01 7.3	1.52 ± 0.02 9.5	1.42 ± 0.01 7.7	1.27 ± 0.01 8.1	1.61 ± 0.02 11.8
K	1.16 ± 0.01 9.3	1.08 ± 0.01 11.7	1.13 ± 0.01 7.3	1.10 ± 0.01 9.3	0.91 ± 0.01 7.7	1.13 ± 0.01 7.1	1.08 ± 0.01 8.5	1.03 ± 0.01 10.2	1.23 ± 0.01 10.8
L	4.33 ± 0.04 7.6	4.05 ± 0.05 8.3	3.44 ± 0.04 8.5	3.12 ± 0.03 9.5	3.41 ± 0.02 5.1	4.16 ± 0.05 10.8	4.40 ± 0.05 9.5	4.16 ± 0.07 13.1	4.01 ± 0.05 10.3
M	3.63 ± 0.04 10.1	3.28 ± 0.05 10.1	4.00 ± 0.04 7.7	3.68 ± 0.03 7.1	2.92 ± 0.02 5.0	3.56 ± 0.05 13.5	3.95 ± 0.04 9.6	3.41 ± 0.07 14.4	3.50 ± 0.03 8.4
R^2_m	0.152	0.176	0.304	0.301	0.188	0.278	0.117	0.216	0.192
CV	11.1	12.9	9.8	11.5	9.1	10.1	11.1	11.1	13.2

Примечание. Расшифровку номеров популяций (*11—19*) и признаков цветка (A—R) см. «Материал и методика»; в числителе — M ± m, в знаменателе — CV, %.

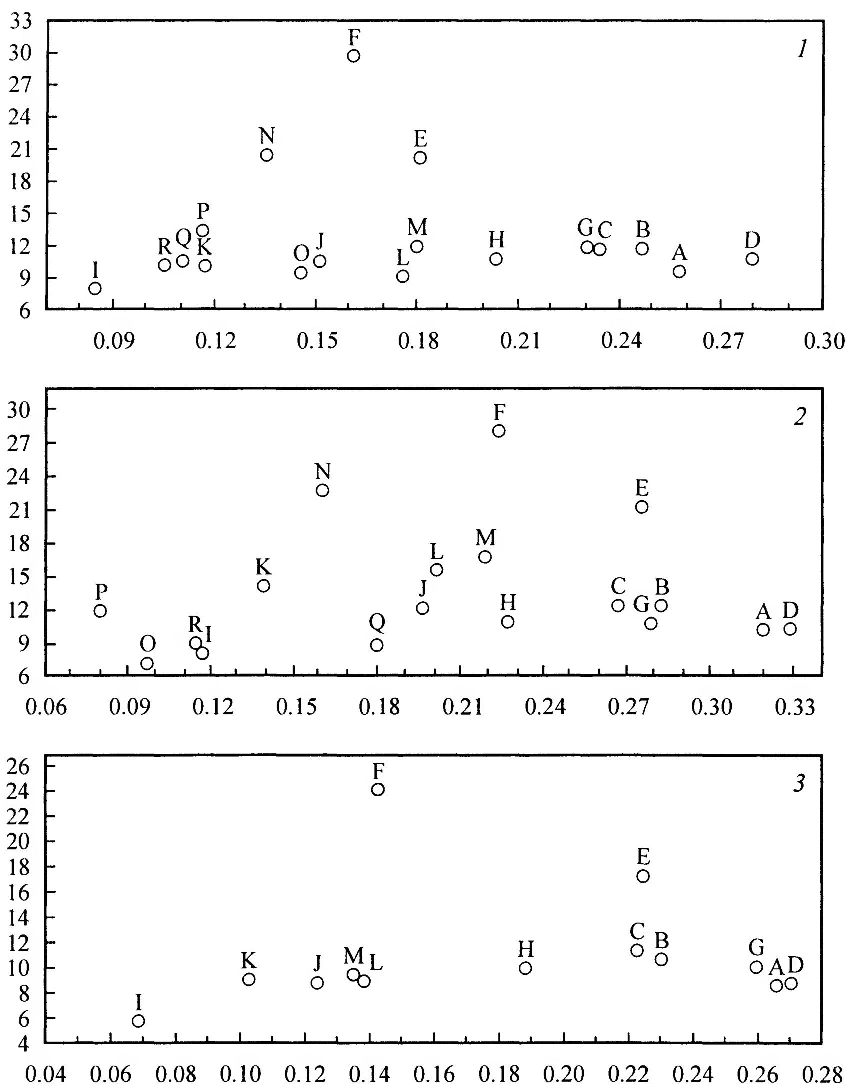


Рис. 1. Относительная изменчивость признаков и ее согласованность у цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*.

1 — обоеполые цветки, *2* — женские цветки, *3* — мужские цветки. По оси абсцисс — средний коэффициент детерминации, по оси ординат — средний коэффициент вариации.

длины органа по сравнению с его шириной (Годин, 2005). Также отмечается четкое выделение по размаху варьирования размеров чашелистиков наружной чашечки из признаков околоцветника и числа стилодиев из признаков генеративных органов цветка.

Для изучения изменчивости проведен четырехфакторный иерархический дисперсионный анализ по значениям главных компонент (табл. 2, 3). Первые 2 (мужские цветки) или 3 главные компоненты (женские и обоеполые цветки) объясняют от 56 до 62 % общей дисперсии. 1-я главная компонента у всех типов цветков интерпретируется как общие размеры цветка. 2-я компонента объясняет степень развития венчика и андроцея (обоеполые цветки), степень развития андроцея (жен-

ТАБЛИЦА 2

Результаты анализа главных компонент признаков цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Признаки	Цветки							
	обоеполые			женские			мужские	
	ГК$_1$	ГК$_2$	ГК$_3$	ГК$_1$	ГК$_2$	ГК$_3$	ГК$_1$	ГК$_2$
A	0.660	−0.540	−0.132	0.838	−0.153	0.314	0.812	−0.400
B	0.732	−0.451	−0.184	0.777	−0.105	0.381	0.766	−0.411
C	0.760	−0.332	−0.023	0.732	−0.268	0.376	0.723	−0.181
D	0.876	−0.048	0.161	0.904	−0.171	0.034	0.865	−0.056
E	0.627	−0.377	0.278	0.751	−0.250	0.144	0.789	−0.001
F	0.512	0.009	0.299	0.594	−0.525	−0.142	0.474	0.219
G	0.759	−0.200	0.014	0.858	−0.045	−0.033	0.859	−0.065
H	0.676	0.428	−0.087	0.757	−0.067	−0.099	0.651	0.022
I	−0.241	−0.420	0.463	0.025	−0.129	−0.455	−0.224	−0.330
J	0.554	0.449	0.523	0.581	0.610	0.153	0.387	0.826
K	0.436	0.516	0.444	0.439	0.728	−0.052	0.322	0.799
L	0.567	0.484	−0.194	0.596	0.424	−0.243	0.523	0.010
M	0.419	0.187	−0.369	0.497	0.431	0.478	0.441	0.260
N	0.433	0.095	0.535	0.318	−0.269	0.001	—	—
O	0.643	−0.133	−0.131	0.574	0.336	−0.351	—	—
P	0.459	0.480	−0.380	0.407	−0.025	−0.524	—	—
Q	0.473	−0.223	−0.163	0.681	−0.146	−0.324	—	—
R	0.592	0.131	−0.310	0.573	0.022	−0.521	—	—
Собственное значение	6.44	2.21	1.68	7.407	1.972	1.733	5.348	1.913
Доля дисперсии, %	35.8	12.3	9.3	41.1	11.0	9.6	41.1	14.7

Примечание. ГК$_1$, ГК$_2$, ГК$_3$ — главные компоненты.

ские цветки) и размеры пыльников (мужские цветки). 3-я компонента интерпретируется как соотношение между степенью развития андроцея и числом стилодиев и диаметром рыльца (обоеполые цветки) и соотношение между степенью развития венчика, числа стаминодиев и развитием женской генеративной сферы (женские цветки) (табл. 2).

Результаты дисперсионного анализа по комплексам признаков у цветков разных половых типов показали, что основной вклад (от 70 до 99 %) в общую фенотипическую изменчивость признаков цветков разных половых типов вносят достоверные различия между цветками разных ценопопуляций геоботанических подпровинций, цветками особей в пределах ценопопуляции и цветками в кроне (табл. 3). Как было показано ранее (Годин, 2005), разнообразие значений признаков цветка в кроне куста обусловлено несколькими причинами. Доля межпопуляционной изменчивости, как правило, ниже внутрипопуляционных различий, однако она имеет принципиальное значение и свидетельствует о трансформации индивидуальной изменчивости в групповую. Проявление групповой изменчивости — обнаружение достоверных различий между совокупностями, собранными в территориально разобщенных местах, заставляет предполагать, что данные совокупности представляют собой выборки из самостоятельных ценопопуляций. Очевидно, на территории Горного Алтая естественный отбор благоприятствует существованию большого числа разных генотипов мужских, женских и обоеполых растений, способных

ТАБЛИЦА 3

Иерархический дисперсионный анализ признаков цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Источники варьирования	Цветки					
	обоеполые		женские		мужские	
	доля влияния	P	доля влияния	P	доля влияния	P
ГК$_1$						
Различия между подпровинциями	0.05	0.913	17.7	0.004	6.9	0.201
Межпопуляционные отличия	24.9	0.209	5.9	0.582	21.0	0.008
Внутрипопуляционная гетерогенность	39.5	0.000	33.3	0.000	29.4	0.000
Изменчивость в пределах кроны	32.9		40.1		39.6	
ГК$_2$						
Различия между подпровинциями	10.3	0.240	0.5	0.778	3.8	0.488
Межпопуляционные отличия	43.5	0.002	33.7	0.007	42.6	0.000
Внутрипопуляционная гетерогенность	23.0	0.000	44.5	0.000	23.8	0.000
Изменчивость в пределах кроны	21.8		20.3		28.0	
ГК$_3$						
Различия между подпровинциями	11.6	0.005	33.0	0.036	—	—
Межпопуляционные отличия	5.0	0.969	30.0	0.000	—	—
Внутрипопуляционная гетерогенность	48.5	0.000	13.6	0.000	—	—
Изменчивость в пределах кроны	32.3		22.2		—	—

Примечание. P — достоверность. Остальные обозначения те же, что и в табл. 2.

выжить в различных условиях. Именно вследствие высокой внутри- и межпопуляционной изменчивости *P. fruticosa* способен адаптироваться к различным условиям и занимать большое число биотопов. Подтверждением этому служит более широкая экологическая амплитуда гетероморфных ценопопуляций, чем мономорфных.

Отмечаются различия между женскими цветками разных ценопопуляций Центрального и Юго-Восточного Алтая по общим размерам цветка и соотношению между степенью развития венчика, числом стаминодиев и развитием женской генеративной сферы. Аналогичные различия обнаружены и между обоеполыми цветками по степени развития андроцея, числу пестиков и диаметру рыльца. Так, среднее число тычинок у обоеполых цветков растений Юго-Восточного Алтая 25.6, а у цветков растений Центрального Алтая — 23.2 ($P < 0.0000$). Число стилодиев больше в обоеполых цветках Юго-Восточного Алтая (48.8), чем в цветках Центрального Алтая (43.9; $P = 0.02$). Обнаруженные различия принципиальны и являются доказательством существования географической изменчивости некоторых признаков обоеполых и большинства признаков женских цветков *P. fruticosa*. Объясняется это, по-видимому, различиями физико-географических и фитоценотических условий подпровинций Центрального и Юго-Восточного Алтая, определяющих различные направления естественного отбора и, в связи с этим, дивергенцию ценопопуляций. Наблюдающиеся различия говорят о клинальном характере дифференциации признаков у разных половых типов цветков: без выраженного направления (у мужских цветков) и четкой зависимости от физико-географических и климатических факторов двух подпровинций Горного Алтая (у обоеполых и особенно у женских цветков).

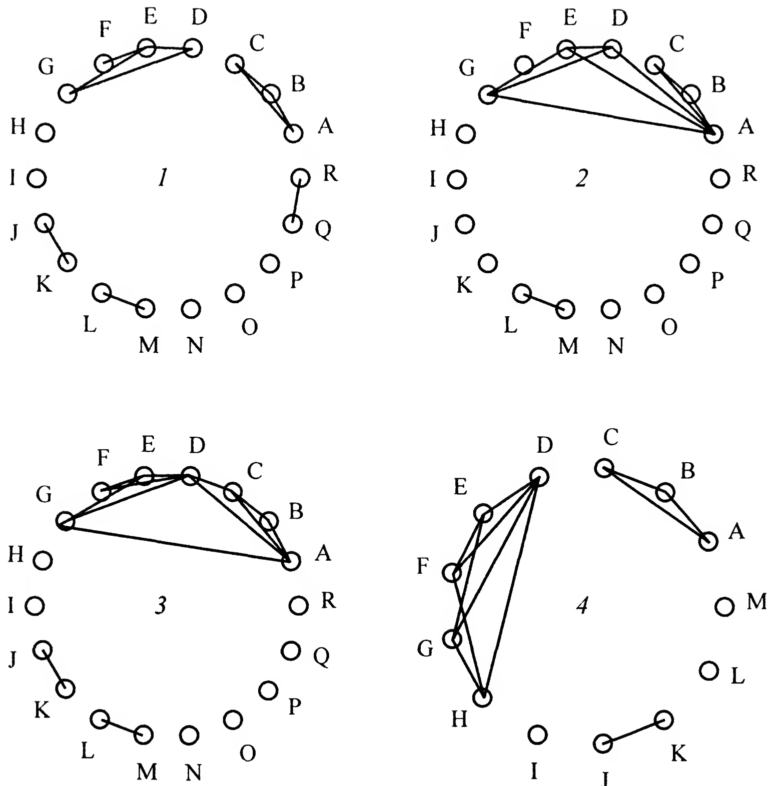


Рис. 2. Корреляционные плеяды цветков гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*.
1 — обоеполые цветки, *2* — женские цветки (Центральный Алтай), *3* — женские цветки (Юго-Восточный Алтай), *4* — мужские цветки. Уровень связей r > 0.6.

Признаки 3 половых типов цветков по-разному объединяются в корреляционные плеяды (рис. 2). Для обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций характерно образование 5 корреляционных плеяд: «чашечка», «венчик», «пыльники», «тычиночные нити» и «завязи». У мужских цветков *P. fruticosa* характерно наличие тех же корреляционных плеяд признаков, за исключением плеяды «завязи». У женских цветков признаки чашечки и венчика объединяются в плеяду «околоцветник», отсутствует плеяда «завязи», остальные признаки объединяются в плеяды «стерильные пыльники» и «тычиночные нити».

В связи с существованием различий между параметрами женских цветков ценопопуляций разных районов рассмотрим отдельно структуру корреляционных плеяд признаков цветков Центрального и Юго-Восточного Алтая. Для женских цветков Центрального Алтая характерно наличие двух плеяд признаков: «околоцветник» и «тычиночные нити». У цветков Юго-Восточного Алтая выделяется 3 плеяды признаков: «околоцветник», «стерильные пыльники» и «тычиночные нити». В целом изменчивость и скоррелированность признаков цветка выше в Центральном Алтае (CV = 25.2 % и R^2_m = 0.194), чем у цветков Юго-Восточного Алтая (CV = 21.5 % и R^2_m = 0.147). Как показала Ростова (2002), в неблагоприятных условиях повышаются размах варьирования и уровень взаимосвязей у большинства признаков различных организмов. По всей видимости, изменение общей и согласованной изменчивости признаков женского цветка свидетельствует о более

благоприятных условиях для произрастания и существования женских растений в условиях Юго-Восточного Алтая. В пользу этого говорит также тот факт, что в более засушливых районах Алтае-Саянской горной области (Юго-Восточный Алтай и Тува) в половом спектре гетероморфных ценопопуляций преобладают женские особи (Годин, 2004б).

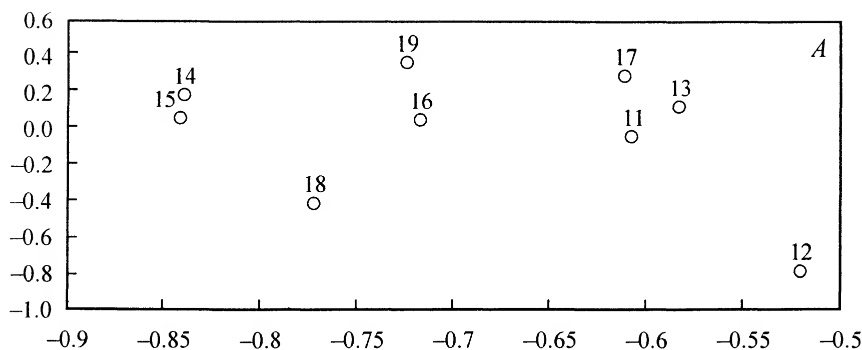
Связи между признаками каждой плеяды у всех трех типов цветков, скорее всего, представляют собой морфогенетические корреляции (по классификации И. И. Шмальгаузена, 1969). Образование всех выделенных плеяд признаков у мужских, женских и обоеполых цветков, как и у цветков мономорфных ценопопуляций (Годин, 2005), связано с аллометрическим ростом соответствующих частей цветка относительно друг друга. Причина отсутствия тесных межплеядных связей между признаками цветка *P. fruticosa* — разное время остановки роста одних частей, в то время как другие продолжают расти.

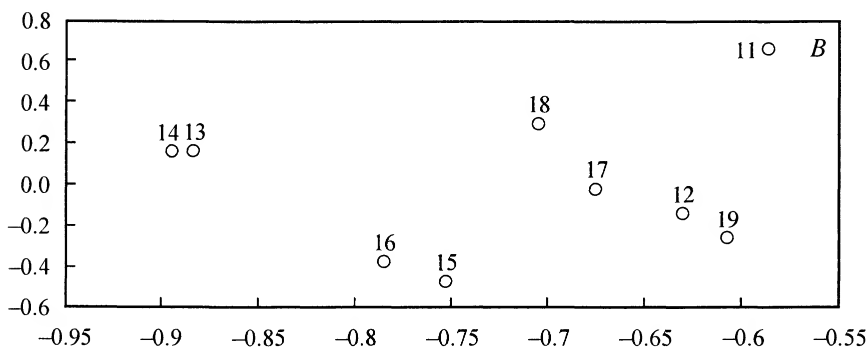
При сравнении 9 корреляционных матриц признаков каждого из 3 типов цветков выявлено относительно низкое сходство структуры корреляций (от 36.1 до 65.2 %). Ординация матриц методом главных компонент (рис. 3) показывает разнонаправленный характер изменения корреляционной структуры признаков мужских, женских и обоеполых цветков. При этом матрицы каждого типа цветка образуют более или менее локализованные группы, обладающие разной степенью сходства структуры связей. Для обоеполых цветков характерно образование достаточно рыхлого облака и выделение матрицы признаков цветка Топучинской ценопопуляции. Корреляционная структура обоеполых цветков Топучинской ценопопуляции отличается от остальных разрушением общих плеяд обоеполых цветков и образованием новых: «венчик и тычиночные нити», «пыльники» и «диаметр чашечки, ширина наружного чашелистика и диаметр рыльца». Возможная причина этого — влияние условий произрастания на обоеполые растения в данной ценопопуляции: для долинных еловых лесов с участием *P. fruticosa* характерны низкая температура почвы и пересыщенность ее влагой.

У женских цветков наблюдается большее различие между матрицами (FD_1 = = 36.1 %), чем у других типов цветка, что, по всей видимости, связано с географической зависимостью параметров самого цветка. У женских цветков обособленно расположены матрицы признаков цветков Кучерлинской и Карагайской ценопопуляций, для которых характерны высокая детерминация всех признаков (R^2_m = = 0.236—0.269) и пониженная их вариабельность (CV = 9.9—11.6 %). Большинство признаков цветков (кроме числа стаминодиев и размеров стилодия) в этих ценопопуляциях объединяется в единую плеяду.

Мужские цветки характеризуются наибольшей степенью сходства корреляционных матриц: четко выделяется группа сходных матриц признаков (FD_1 = 65.2 %). Обособленно расположены матрицы признаков цветка Курайская-3 и Курайская-5 ценопопуляций. Признаки цветка последних двух ценопопуляций образуют новые плеяды: «околоцветник» и «андроцей» (Курайская-3) и «лепестки», «наружные чашелистики» и «тычиночные нити» (Курайская-5 ценопопуляция).

При одинаковых условиях произрастания мужских, женских и обоеполых растений в одной ценопопуляции наблюдается разная общая и согласованная изменчивость признаков цветка (табл. 1). Так, в Кучерлинской ценопопуляции при одинаковом размахе варьирования (CV = 8.8—9.9 %) наблюдаются значительные изменения уровня скоррелированности признаков у цветков разных половых типов (R^2_m = 0.075—0.304). В Курайской-2 ценопопуляции обнаружена обратная картина: при сходном уровне согласованной изменчивости (R^2_m = 0.189—0.204) происходят заметные изменения размаха варьирования признаков (CV = 9.1—14.7 %).





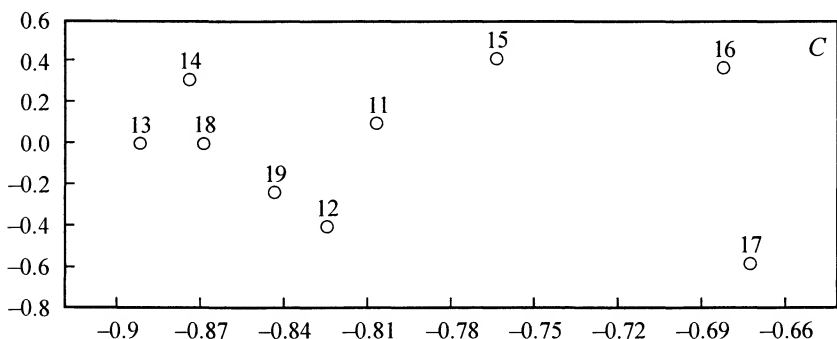


Рис. 3. Сравнение корреляционных матриц признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* гетероморфных ценопопуляций.

A — обоеполые цветки, *B* — женские цветки, *C* — мужские цветки. По оси абсцисс — фактор 1, по оси ординат — фактор 2.

По всей видимости, объясняется это различным характером реагирования и значений самих признаков и системы их корреляций у мужских, женских и обоеполых цветков на одни и те же условия произрастания.

Выводы

1. По внутрипопуляционной изменчивости большинство признаков мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций *P. fruticosa* относятся к стабильным (CV < 20 %). Исключение составляют размеры чашелистиков наружного круга и число пестиков (у женских и обоеполых цветков).

2. По степени общей и согласованной изменчивости среди изученных признаков цветков разных половых типов *P. fruticosa* выделяются в 2 группы: биологические (диаметр венчика и чашечки) и таксономические (число тычинок, размеры завязи и рыльца, длина стилодия) индикаторы.

3. Различия условий геоботанических подпровинций Центрального и Юго-Восточного Алтая влияют на значения части морфологических признаков обоеполых цветков и большинство признаков женских цветков. Подобной зависимости для признаков мужских цветков не выявлено.

4. Основной вклад в общую изменчивость признаков цветка разных половых типов вносят различия между цветками ценопопуляций разных геоботанических подпровинций (21—43.5 %), между цветками растений в пределах ценопопуляции (13.6— 44.5 %) и варьирование признаков в кроне куста (20—40 %).

5. Для цветков разных половых типов гетероморфных ценопопуляций характерно образование сходных корреляционных плеяд, что связано с одинаковыми особенностями морфогенеза этих типов цветка. Признаки женских цветков ценопопуляций Центрального и Юго-Восточного Алтая образуют разные плеяды.

6. Отмечается перестройка системы взаимосвязей признаков цветка каждого полового типа в зависимости от условий произрастания, но эта перестройка имеет разнонаправленный характер у цветков разных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.

Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 3. С. 123—130.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в условиях Горного Алтая и Республики Тыва // Методы популяционной биологии. Матер. VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004б. С. 43—45.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 563—575.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1964. 327 с.

Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 494 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Elkington T. T. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New Phytologist. 1969. Vol. 68. N 2. P. 151—160.

Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.

Löve A. Cytotaxonomical remarks on some american species of circumpolar taxa // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. N 2. S. 211—232.

SUMMARY

The variability structure of 18 morphological floral characters of bisexual, female and male flowers of *Pentaphylloides fruticosa* in heteromorphic populations has been studied in two geobotanical infraprovinces of the Mountain Altai. Classification of the studied characters into groups on the basis of their relative variability and determinancy has been made. An increased influence of growth conditions on the floral characters in the Central and South-Eastern Altai is observed in the range: male — bisexual — female flowers. The correlation structure of the characters of male, female and bisexual flowers in different coenopopulations is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (470.1)

© А. С. Стенина

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕР МЫСА КОСТЯНОЙ НОС (ЗАПОВЕДНИК «НЕНЕЦКИЙ»)

A. S. STENINA. DIATOMS IN THE PLANKTON OF KOSTYANOI NOS CAPE LAKES («NENETSKY» NATURE RESERVE)

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: stenina@ib.komisc.ru
Поступила 03.08.2004
Окончательный вариант получен 01.11.2004

Приводятся первые данные о диатомовых водорослях фитопланктона в озерах мыса Костяной Нос и прилежащей территории побережья Печорского залива Баренцева моря. Охарактеризован видовой состав, определены виды доминирующего комплекса, проведен эколого-географический анализ. Систематический список включает 187 видов, разновидностей и форм с указанием их характеристик по отношению к солености, pH и принадлежности к биогеографическим группам. Разнообразие и структура диатомовых комплексов в озерах обнаруживают различия, что обусловлено расположением озер в разных экологических условиях и влиянием залива.
Ключевые слова: диатомовые, фитопланктон, озера, Малоземельская тундра, Ненецкий заповедник.

Диатомовые водоросли приморских территорий Северо-Востока Европейской России изучены слабо. Имеются единичные сведения о фитопланктоне отдельных озер Малоземельской (Хабуйка, окрестности оз. Песчанка-то) и Большеземельской тундр (Гецен и др., 1994; Stenina et al., 2000). Цель данного сообщения — представить результаты исследования видового состава и анализа эколого-географической структуры диатомовых водорослей фитопланктона озер в районе мыса Костяной Нос, характеризующихся различными экологическими условиями. Публикации по альгофлоре этого района отсутствуют.

Материал и методика

Мыс Костяной Нос расположен в южной части Печорского залива Баренцева моря на юго-востоке Малоземельской тундры (68°21′ с. ш., 53°44′ в. д.). Берега мыса омываются водами Коровинской и Средней губы. Район входит в состав государственного природного заповедника «Ненецкий». Ландшафт территории равнинный, слабохолмистый, понижающийся к побережью. Он сложен в основном песками, перекрытыми торфяными, торфяно-болотными и суглинистыми почвами. Лишайниковые сообщества возвышенных элементов рельефа (8 м над ур. м.) сменяются в понижениях лишайниково-моховой и моховой тундрами. На побережье у озер преобладают осоки и разнотравье. Местами прибрежную часть тундры огра-

ничивают высокие песчаные дюны. По зональному подразделению растительности район относится к подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978).

Большинство исследованных термокарстовых озер мелководные, изолированные, в весенний период многие из них соединяются. Озера, связанные с Печорским эстуарием (№ 9, 15), испытывают влияние приливов и отливов. Берега большей частью низкие, поросшие осокой и сабельником, иногда окаймленные ерником и ивняками. Донные отложения торфянистые, песчаные с растительными остатками, реже илисто- или глинисто-песчаные с мелкой галькой. Вода бесцветная или желтоватая, pH 6.2—7.9. Электропроводность воды в разных озерах составляет 13.3—131.3 мкС/см; максимальные величины характерны для водоемов, испытывающих влияние залива (см. таблицу). Водная растительность в одних озерах отсутствует, в других — состоит из зарослей *Hippuris vulgaris* L., *Sparganium* sp., *Myriophyllum* spp., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., зеленых и сфагновых мхов.

Материал собран автором в июле 2003 г. в водоемах мыса Костяной Нос и прилежащей территории на северном побережье Средней губы (рис. 1) во время голландско-российской экспедиции. Качественные пробы фитопланктона отобраны в 17 озерах (№ *1—5*, *7—18*) планктонной сетью из газа № 75 фильтрацией 50 л воды; в случаях «цветения» объем пробы составлял 1.5 л. Одновременно с отбором проб измерены удельная электропроводность воды (R. Noordhuis) и pH (автором). Диатомовые водоросли изучены при увеличении ×1000 (микроскоп Биолам-И) в постоянных препаратах, приготовленных на среде Эльяшева. Определение проведено по отечественным и зарубежным определителям (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Диатомовые..., 1992). Обилие видов оценено по 6-балльной шкале (Гецен и др., 1994); на его основе к доминирующим комплексам отнесены диатомовые с оценками обилия 6 (доминанты), 5—4 (субдоминанты) и 3 балла (сопутствующие виды). Виды в систематическом списке даны в алфавитном порядке. Экологические и биогеографические характеристики таксонов установлены по обширной литературе, приведенной в сводке по диатомовым Северо-Востока Европейской России (Лосева и др., 2004).

Результаты и обсуждение

В планктоне озер выявлено 187 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей (см. таблицу). Основное видовое богатство среди них приходится на порядок *Pennales*, а в нем — на сем. *Naviculaceae* (85 таксонов). Значительно уступают ему сем. *Fragilariaceae*, *Achnanthaceae* и *Eunotiaceae*, которые содержат почти равное количество видов (26, 22 и 21 соответственно), а также сем. *Nitzschiaceae* (14 таксонов). Порядок *Centrales* включает 12 видов. Среди родов первое место по разнообразию занимает *Navicula* (32), второе — *Fragilaria*, *Eunotia* (21 и 20), за ними по таксономической структуре располагаются *Achnanthes*, *Pinnularia* и *Nitzschia* (19, 17 и 13 видов с разновидностями и формами). Остальные роды содержат менее 10 таксонов. Диатомовые водоросли распределяются по озерам неравномерно: в термокарстовых озерах у песчаных дюн и на лишайниковых плато найдено от 8 до 15, а в озере, соединяющемся с губой, — 96 видов с разновидностями и формами. При этом основное разнообразие планктона формируют обитатели фитобентоса (77, или 41.2 %) и эпифиты (50, или 26.7 %), в то время как типичные планктонные диатомовые представлены 15 видами (8 %). В некоторых термокарстовых водоемах литоральные виды доминируют из-за повышенной турбулентности воды,

Таксономический список диатомовых водорослей планктона в озерах р-на мыса Костяной Нос

Таксон				Номер озера																
				17	18	13	7	3	10	12	16	1	2	4	5	14	11	15	8	9
	pH																			
				6.2	6.3	6.5	6.5	6.5	6.4	6.3	6.3	6.5	6.7	6.4	6.4	7.3	7.0	7.7	7.9	7.9
	Электропроводность, мкС/см																			
	С	К	БГ	13.3	15.1	16.1	17.9	19.5	21.1	23.7	23.9	26.5	27.6	31.9	32.8	46.1	66.5	106.7	129.5	131.3
Achnanthes amoena Hust.*	hl	—	—													2				
A. bioretii Germ.	i	i	b					1	1							1				1
A. borealis A. Cl.	i	i	aa													1				1
A. carissima L.-Bert.**	—	ac	—					1												
A. devilensis Foged*	i	i	aa													2				
A. impexiformis L.-Bert.**	—	—	—					2	1								1			
A. joursacense Hérib.	i	al	aa													1				
A. kryophila B. Peters.	hb	ac	aa	1	3			3	1				1	3	3	3	1			
A. lanceolata (Bréb.) Grun.	i	al	c					1							1	1	1			1
A. lanceolata f. *ventricosa* Hust.	i	al	c						1											
A. minutissima Kütz. [incl. *A. linearis* (W. Sm.) Grun.]	i	al	c						3							1	3			1
A. oestrupii (Cl.-Euler) Hust.	i	i	aa													1				
A. peragalli Brun. et Hérib.	i	al	b													1		1		1
A. pericava Carter*	mh	—	—													1				
A. pinnata Hust.	i	al	aa																	1
A. pusilla (Grun.) D. T.	i	i	b		1			3	4	1			1				3			3
A. rossii Hust.	hb	i	aa	1	3			3	2		2		1	3	1	3	3			2
A. subatomoides (Hust.) L.-Bert. et Archib.	—	ac	—		6			3	3	1	3			3	3	3	3			2
A. suchlandtii Hust.	hb	ac	aa							1						1				
A. ventralis (Krasske) L.-Bert.	—	ac	—		3			1	3				1		2	2	1			
Amphora libyca Ehr.	i	al	c					1							1		1			
A. ovalis (Kütz.) Kütz.	i	al	c					1												
A. pediculus (Kütz.) Grun.	i	al	c																	1

Таксон	Номер озера																			
				17	18	13	7	3	10	12	16	1	2	4	5	14	11	15	8	9
	pH																			
				6.2	6.3	6.5	6.5	6.5	6.4	6.3	6.3	6.5	6.7	6.4	6.4	7.3	7.0	7.7	7.9	7.9
	Электропроводность, мкС/см																			
	С	К	БГ	13.3	15.1	16.1	17.9	19.5	21.1	23.7	23.9	26.5	27.6	31.9	32.8	46.1	66.5	106.7	129.5	131.3
Anomoeoneis brachysira (Bréb.) Grun.	hb	ac	c			1							1							
A. vitrea (Grun.) Ross*	i	ac	c			1		3	3	2	1		1							
Asterionella formosa Hass. [incl. *A. gracillima* (Hantzsch) Heib.]	i	al	c					1				1				1		3		3
A. ralfsii W. Sm.*	hb	ac	b					3						3	3				1	
Aulacoseira granulata (Ehr.) Sim.	i	al	c															2		1
A. islandica (O. Müll.) Sim.	i	al	aa					1	1						1		1	6		6
A. italica (Kütz.) Sim.	i	al	c						1					1				1		2
A. subarctica (O. Müll.) Haw.	i	al	aa						1							1	1	5	1	4
Caloneis bacillum (Grun.) Cl.	i	i	c					2												2
C. molaris (Grun.) Krammer	i	i	c		2															
Cocconeis placentula Ehr. var. *euglypta* (Ehr.) Grun.	i	al	c										1							
Cyclotella meneghiniana Kütz.	hl	al	c																	2
C. radiosa (Grun.) Lemm.	i	al	c															1		3
C. striata (Kütz.) Grun.	mh	al	c																	1
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	i	al	b					1												1
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.	i	al	b																	1
Cymbella cistula (Ehr.) Kirchn.	i	al	c																	1
C. cuspidata Kütz.	i	al	c													1				
C. elginensis Krammer	i	al	c					1		1			1							
C. gracilis (Ehr.) Kütz.	hb	i	aa		3	1		3	3	2	1	1	2			1	2			1
C. hebridica (Grun.) Cl.	i	ac	aa	3	3	1	2	1	2	2			2	2					1	
C. heteropleura (Ehr.) Kütz.	i	ac	aa		1															1
C. latens Krasske*	oh	—	aa													1				

C. minuta Hilse	i	al	c	1		1		1	3				1			3	1	1	1	2
C. naviculiformis Auersw.	i	al	b		3			2	1											1
Diatoma tenuis Ag. [incl. *D. tenue* var. *elongatum* Lyngb.]	hl	al	c					1	2		1			1		1	2	1		1
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb.	i	al	c																	1
E. adnata var. *saxonica* (Kütz.) Patr.	i	al	c						1											
Eucocconeis minuta Cl.	hb	ac	aa					1										1		
E. onegensis Wisl. et Kolbe*	i	i	aa													1		1		
Eunotia arcus Ehr.	hb	i	c																	1
E. bilunaris (Ehr.) Mills	hb	ac	c		1							1								
E. bilunaris var. *mucophila* L.-Bert. et Nörp.	i	i	c	3	2	1		3	3	2	1		1	3	1			1		2
E. exigua (Bréb.) Rabenh.	hb	ac	c	1				3	1		1		1	1	1		1			
E. faba Ehr.	hb	ac	aa	3	3	1		2	3	1			2	1			1			
E. fallax A. Cl.	hb	ac	c					1												
E. gracillima (Krasske) Nörp.-Schempp	hb	ac	c							1										
E. incisa Greg.	hb	ac	aa	2																
E. microcephala Krasske	i	ac	b		1															
E. minor (Kütz.) Grun.	hb	ac	c	3	3	1	1	3	3	2	1		2	1	2	2	3			2
E. parallela Ehr.	i	ac	b					1	1					1						
E. praerupta Ehr.*	hb	ac	c											1						
E. praerupta var. *bigibba* (Kütz.) Grun.	i	ac	aa	2	3		1						1	1	1					1
E. revoluta A. Cl.	hb	ac	aa							1										
E. septentrionalis Oestr.	i	ac	aa		1			1	1				1	1						
E. serra Ehr.*	hb	ac	aa																	1
E. serra var. *tetraodon* (Ehr.) Nörp.*	i	ac	aa			1														
E. sudetica O. Müll.	hb	ac	aa				1	2	1				1	1						
E. tenella (Grun.) Hust.	hb	ac	aa	1				1		1				2						
E. triodon Ehr.	hb	ac	aa					1												
Fragilaria acus (Kütz.) L.-Bert.	i	al	c											1				3		3
F. capucina Desm.	i	al	c															2		
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.	i	al	c														2	6		6
F. capucina var. *vaucheriae* (Kütz.) L.-Bert.	i	al	c					3								1		1		2
F. constricta Ehr.	hb	ac	aa		1			3							1					
F. constricta f. *stricta* A. Cl.	hb	ac	aa		1			2						1	3					

Продолжение таблицы

Таксон				Номер озера																
				17	18	13	7	3	10	12	16	1	2	4	5	14	11	15	8	9
				pH																
				6.2	6.3	6.5	6.5	6.5	6.4	6.3	6.3	6.5	6.7	6.4	6.4	7.3	7.0	7.7	7.9	7.9
				Электропроводность, мкС/см																
	С	К	БГ	13.3	15.1	16.1	17.9	19.5	21.1	23.7	23.9	26.5	27.6	31.9	32.8	46.1	66.5	106.7	129.5	131.3
Fragilaria construens (Ehr.) Grun.	i	al	c					1	1									1		4
F. construens f. *binodis* (Ehr.) Hust.	i	al	c																	2
F. construens f. *venter* (Ehr.) Hust.	i	al	c					3												3
F. crotonensis Kitt.	hl	al	b															3		3
F. danica (Kütz.) L.-Bert.	i	al	c															1		1
F. exigua Grun.*	i	i	aa	5	6	3	6	3	6	6	3	1	5	3	5		6	1	6	4
F. heidenii Oestr.	i	al	aa															1		1
F. inflata (Heid.) Hust. var. *istvanffyi* (Pant.) Hust.	i	i	aa						2									1		3
F. martyi (Hérib.) L.-Bert.	i	al	b													3				3
F. pinnata Ehr. [incl. *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust.]	hl	al	c	2	2	3	1	5	6		3	1	3	2	4	6	6	2	3	6
F. pinnata var. *trigona* (Brun et Hérib.) Hist.*	hl	al	b					2												
F. tabulata (Ag.) L.-Bert.	mh	al	c	1																
F. virescens Ralfs	i	i	aa					3						1						
F. virescens var. *elliptica* Hust.	i	i	aa												3					
F. ulna (Nitzsch) L.-Bert.	i	al	c																1	1
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	hb	ac	aa				1													
F. rhomboides var. *crassinervia* (Bréb.) Ross	hb	ac	aa	2		1	2	2	1				2	1						1
F. vulgaris (Thw.) D. T.	i	al	c															1		
Gomphonema acuminatum Ehr.	i	i	c																	1
G. clavatum Ehr.	i	i	c			1								1						
G. gracile Ehr.	i	al	c										1			1				
G. parvulum (Kütz.) Grun.	i	i	c					2	1											1
G. truncatum Ehr.	i	al	c														1	1		

Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.	i	al	c																	1
Melosira varians Ag.	hl	al	c															3		1
Navicula bacillum Ehr.	i	al	c																	1
N. bryophila B. Peters.*	hb	ac	c		1			1	3								1			
N. cari Ehr.*	hl	i	c											1						
N. cincta (Ehr.) Ralfs	hl	al	c																	1
N. cocconeiformis Greg.	i	i	aa					1							1	1	1			
N. cryptocephala Kütz.	i	al	c					1								1	1	2	1	2
N. declivis Hust.	—	ac	b																	1
N. digitulus Hust.*	—	ac	b													1				
N. hustedtii Krasske*	i	al	c													1				1
N. interglacialis Hust.	i	al	aa													1				
N. jaernefeltii Hust.	i	ac	aa													3				
N. laevissima Kütz.	hb	i	c		3			1	1	1										2
N. mediocris Krasske	hb	ac	c					1	2				1							
N. menisculus Schum.	hl	al	c									1								
N. minima Grun.	i	al	c						3							2	3			3
N. minuscula Grun.	i	al	c					1	1											
N. minuscula var. *muralis* (Grun.) L.-Bert.*	i	i	c					3						1			1			
N. mutica Kütz.*	hl	al	c												1					
N. nivalis Ehr.*	hl	al	c					1												
N. pseudoscutiformis Hust.	i	i	aa		3			3	3							2	1			3
N. pseudosilicula Hust.*	hb	i	aa					1												
N. pupula Kütz.	hl	i	c			1		3	1	1			1				2	1		2
N. radiosa Kütz.	i	i	b	1	1					1							1		1	3
N. rhynchocephala Kütz.	hl	i	c		1			1	1				1				1	1		2
N. salinarum Grun.	mh	al	c																	1
N. seminulum Grun.	i	ac	c						2											
N. similis Krasske	i	—	c															1		2
N. subtilissima Cl.	i	ac	c								1									
N. tripunctata (O. Müll.) Bory	hl	al	c																	1
N. viridula (Kütz.) Ehr.	hl	al	c																	1
N. viridula var. *linearis* Hust.	hb	al	c																	1
Neidium affine (Ehr.) Pfitz.	i	al	c	1	3	1			1											

Таксон	Номер озера																			
				17	18	13	7	3	10	12	16	1	2	4	5	14	11	15	8	9
	pH																			
				6.2	6.3	6.5	6.5	6.5	6.4	6.3	6.3	6.5	6.7	6.4	6.4	7.3	7.0	7.7	7.9	7.9
	Электропроводность, мкС/см																			
	С	К	БГ	13.3	15.1	16.1	17.9	19.5	21.1	23.7	23.9	26.5	27.6	31.9	32.8	46.1	66.5	106.7	129.5	131.3
Neidium ampliatum (Ehr.) Krammer	hb	i	c		2			1	1				1	1	1					
N. bisulcatum (Lagerst.) Cl.	hb	ac	b				1	1	1	1				1			1			
N. dubium (Ehr.) Cl.	i	al	c													1				
N. hitchcockii (Ehr.) Cl.*	i	i	aa					1										1		
N. iridis (Ehr.) Cl.	hb	i	c																1	1
Nitzschia acicularis W. Sm.	i	al	c											1				1		1
N. dissipata (Kütz.) Grun.	i	al	c						2						1		1			2
N. fonticola Grun.	i	alb	c						1				2			1	3			2
N. frustulum (Kütz.) Grun. [*N. frustulum* var. *perminuta* Grun.]	hl	al	b	1			1	2	2					1		3	1			
N. gracilis Hantzsch	i	al	c		1															1
N. hungarica Grun.	mh	al	c															1		
N. levidensis (W. Sm.) Grun.	hl	al	c						1											1
N. linearis (Ag.) W. Sm.	i	al	c																1	
N. microcephala Grun.	hl	al	c	1					3								1			
N. palea (Kütz.) W. Sm.	i	al	c	1	3	1		3	3	1	1		1	3	3	1		1		1
N. pusilla Grun.	i	al	c																	1
N. recta Hantzsch	i	al	c					1								1	1	1		2
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	mh	al	c																	1
Pinnularia appendiculata (Ag.) Cl.*	hb	i	c						1											
P. borealis Ehr. var. *rectangularis* Carlson*	i	i	c										1							1
P. gibba Ehr.	i	i	c										1							
P. gibba var. *linearis* Hust.*	i	i	b				1			2										
P. ignobilis (Krasske) Cl.-Euler	hb	—	aa																	1

P. interrupta W. Sm.	i	i	c	1		1		2	1		2	1	1		1		1			1
P. lagerstedtii (Cl.) Cl.-Euler	hb	—	aa																	1
P. legumen (Ehr.) Ehr.	hb	ac	c					1										1		1
P. maior (Kütz.) Rabenh.	hb	i	c					1												
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.	i	al	c		3			3					1	1						1
P. microstauron (Ehr.) Cl.	i	i	c		1	1		1	1						1		1			
P. microstauron var. *brebissonii* (Kütz.) Mayer	i	ac	c					2	1				1	2						
P. nodosa Ehr.	i	i	aa															1		
P. rupestris Hantzsch*	hb	i	aa	3	3		1		1	1		1	1	1						
P. subcapitata Greg.	hb	ac	c		3															
P. subrostrata (A. Cl.) Cl.-Euler	hb	i	b					1								1				
P. viridis (Nitzsch) Ehr.	i	i	c																	1
Rhoicosphenia abbreviata (Ag.) L.-Bert.	hl	al	c																	1
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll.	i	al	c																	1
Simonsenia delognei (Grun.) L.-Bert.*	—	—	c																	1
Stauroneis anceps Ehr.	i	i	c		3	1		2	1	1	1				1					1
S. anceps var. *hyalina* Perag. et Brun*	i	al	b		3			1							1					
S. legumen Ehr.	i	i	b		2	1		1		1					1					
S. phoenicenteron (Nitzsch) Ehr.	i	i	c			1		1	1				1	1	1		1			1
S. smithii Grun.	i	al	b																	1
Stephanodiscus hantzschii Grun.	hl	alb	c																	2
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	i	al	c											1						
Surirella bifrons Ehr.*	i	i	b															1		
S. brebissonii Krammer et L.-Bert.	i	al	c																	1
S. minuta Bréb.	i	al	c						1											
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	i	i	b					2				2			4	2		2		3
T. flocculosa (Roth) Kütz.	hb	ac	aa	3	3	1	3	4	4	3	3		3	4	1	1	3	2		3
Thalassiosira angulata (Greg.) Hasle	ph	—	b														1			1

Примечание. Характеристика видов — группы водорослей: С — по отношению к солености: oh — олигогалоб, i — индифферент, hb — галофоб, hl — галофил, mh — мезогалоб, ph — полигалоб; К — группы по отношению к кислотности (рН): ас — ацидофил, al — алкалифил, alb — алкалибионт; БГ — биогеографический элемент: аа — аркто-альпийский, b — бореальный, с — космополит. Прочерк означает отсутствие данных. Цифрой обозначено максимальное обилие видов. Озера расположены по мере возрастания электропроводности. * — виды, новые для Малоземельской тундры, ** — распространение в России неизвестно.

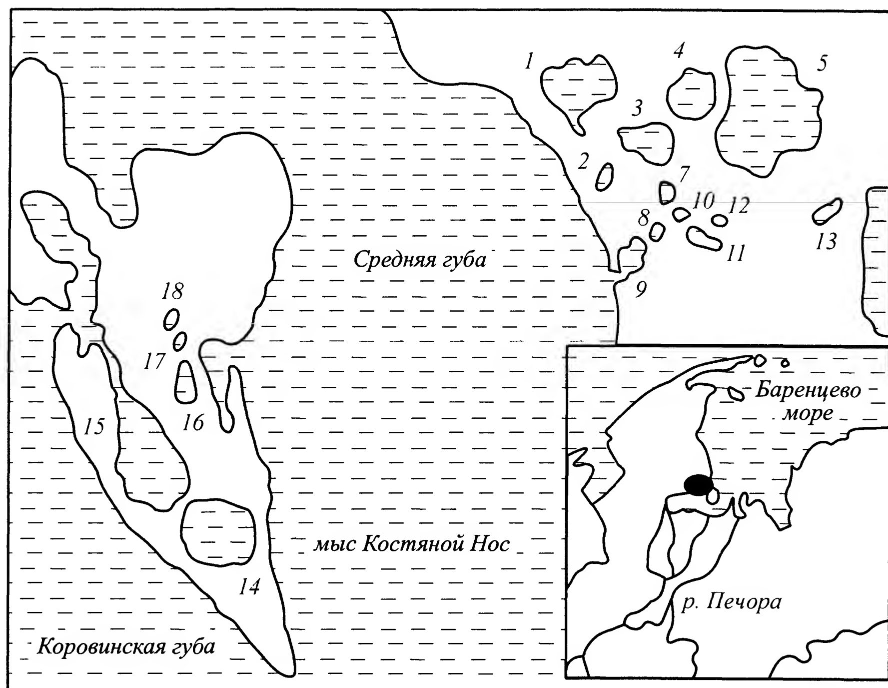
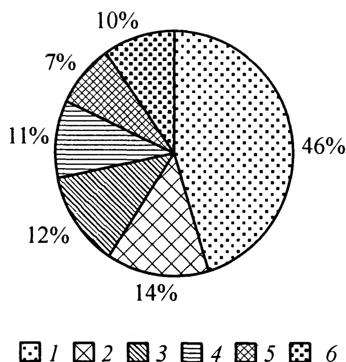
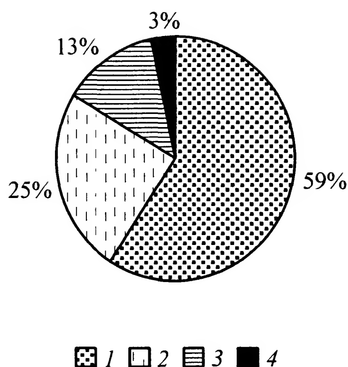


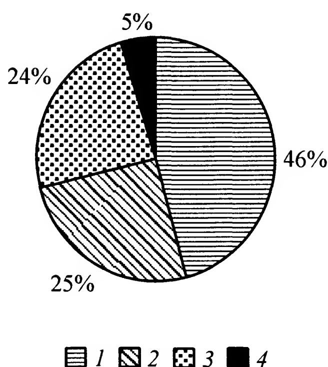
Рис. 1. Карта-схема расположения озер.
1—17 — номера озер. На врезке обозначен район исследований.

что характерно и для других районов тундры (Стенина, 1994; Трифонова, Петрова, 1994; Stenina et al., 2000). Большое значение имеют при этом погодные условия; при сильном ветре количество случайных форм в планктоне увеличивается в 1.5—2 раза. Истинно планктонных видов немного, однако в отдельных водоемах они достигают высокого обилия. Например, *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica* относятся к числу доминантов и субдоминантов в озерах, соединяющихся с Коровинской и Средней губой. Виды родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus* достигают здесь также заметного обилия. Комплекс сопутствующих видов в этих озерах включает *Asterionella formosa.* В отдельных термокарстовых озерах отмечен как сопутствующий довольно редкий вид *A. ralfsii.*

Более половины состава диатомовых в фитопланктоне приходится на космополитные виды (см. таблицу, рис. 2), как и в водоемах расположенного севернее района Хабуйки (Stenina et al., 2000). Второе место по разнообразию занимают аркто-альпийские диатомовые, бореальных видов почти вдвое меньше. Большое значение имеют виды-космополиты и в сложении сообществ. Среди доминантов и субдоминантов диатомовые этой группы (*Fragilaria capucina* var. *mesolepta*, *F. construens*, *F. pinnata*, *Achnanthes minutissima*) представлены в озерах наравне с аркто-альпийскими видами (*Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria exigua*); из бореальной группы к этой категории относится *Tabellaria fenestrata.* Комплекс сопутствующих диатомовых также включает преимущественно космополиты (23), их дополняют 7 бореальных и 14 аркто-альпийских видов (см. таблицу). Последняя группа состоит в основном из представителей родов *Eunotia* и *Pinnularia*, а также некоторых видов *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Cymbella* и *Navicula.* Многие из них обитают в слабокислых ультра-пресных озерах, промерзающих до дна.







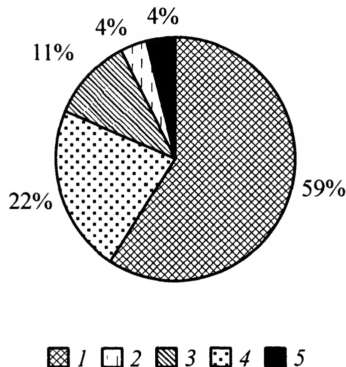


Рис. 2. Структура состава диатомовых водорослей в планктоне озер мыса Костяной Нос.

А — таксономическая структура. Семейства: *1* — *Naviculaceae*, *2* — *Fragilariaceae*, *3* — *Achnanthaceae*, *4* — *Eunotiaceae*, *5* — *Nitzschiaceae*, *6* — прочие семейства; *Б* — географическая структура: *1* — космополиты, *2* — аркто-альпийские виды; *3* — бореальные виды, *4* — данные отсутствуют; *В* — группы водорослей по отношению к pH: *1* — алкалифилы и алкалибионты, *2* — индифференты, *3* — ацидофилы, *4* — данных нет; *Г* — по отношению к солености: *1* — индифференты, *2* — мезогалобы и полигалобы, *3* — галофилы, *4* — галофобы, *5* — данные отсутствуют.

По отношению к pH около половины видового состава приходится на алкалифильные виды (см. таблицу, рис. 2). Преобладают они и среди диатомовых с оценками обилия 3—6 баллов, особенно среди доминантов и субдоминантов. Ацидофилы и индифференты представлены в составе фитопланктона почти поровну, такое же соотношение их среди основных видов. Хотя распространение многих видов в планктоне носит случайный характер, можно отметить соответствие приуроченности отдельных видов к определенным условиям среды (см. таблицу). Например, ацидофильный вид *Achnanthes subatomoides* достигает массового развития в озере со слабокислой средой (pH = 6.3), а алкалифильные представители рода *Aulacoseira* обильны в озерах при pH = 7.7—7.9.

Большинство диатомовых водорослей исследованных водоемов индифферентны к солености воды (рис. 2) и предпочитают среднюю степень минерализации. Их разнообразие и обилие подчеркивают пресноводную среду озер мыса Костяной Нос и его окрестностей. Подобная черта характерна для диатомовых водорос-

лей водоемов и других районов материковой тундры (Комаренко, Васильева, 1975; Стенина, 1978; Stenina et al., 2000). При этом разнообразие галофобных видов диатомовых в пресноводном планктоне исследованного района в 1.5 раза выше, чем галофильных и мезогалобных, предпочитающих условия повышенной минерализации. Представители этих групп галобности среди доминантов и субдоминантов немногочисленны (см. таблицу), к галофобам с высоким обилием относится *Tabellaria flocculosa*, а к галофилам — *Fragilaria pinnata.* Соотношение видов в сопутствующем комплексе также в пользу индифферентов, но число галофилов здесь больше, чем галофобов. К сопутствующим относятся 5 галофильных видов: *Melosira varians*, *Fragilaria crotonensis*, *Navicula pupula*, *Nitzschia frustulum* и *N. microcephala.* Они распространены в озерах, близких к побережью. При этом приуроченность к озерам с повышенной минерализацией воды отчетлива лишь для *Fragilaria crotonensis*, *Melosira varians* и *Cyclotella meneghiniana.* *Fragilaria pinnata*, обильный в исследованных озерах разного типа, характеризуется чаще как легкий галофил, широко распространенный в пресных водах (Определитель..., 1951). Мезогалобы единичны по обилию, среди них — *Cyclotella striata*, *Fragilaria tabulata*, *Navicula salinarum*, *Achnanthes pericava*, *Nitzschia hungarica* и *N. sigma.* В озерах, связанных с губой или расположенных непосредственно вблизи нее, единично найдена морская форма *Thalassiosira angulata.* Некоторые из указанных видов отмечены как часто встречающиеся в литорали Баренцева и Белого морей (Короткевич, 1960; Петров, 1967).

Полученные результаты свидетельствуют о довольно разнообразном составе диатомовых водорослей в пресноводном фитопланктоне исследованного района и формировании его преимущественно за счет бентосных и эпифитных форм. Различия видового богатства, состава и структуры диатомовых комплексов планктона зависят от особенностей условий водной среды, определяемых расположением озер и влиянием вод залива.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность R. Noordhuis (Нидерланды) за совместную работу в экспедиции и С. В. Вавиловой за техническую подготовку материала к определению.

Исследования выполнены при финансировании из средств российско-голландских проектов «Pechora river basin integrated system management» (PRISM), контракт 001 и «Pechora river integrated study» (PRIST), контракт NWO 047.014.002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гецен М. В., *Стенина А. С.*, *Патова Е. Н.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1992. Т. 2. Вып. 2. 189 с.

Комаренко Л. Е., *Васильева И. И.* Диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 142 с.

Короткевич О. С. Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. Мурм. мор. биол. ин-та. М.; Л., 1960. Т. V. С. 68—338.

Лосева Э. И., *Стенина А. С.*, *Вагапова-Марченко Т. И.* Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 156 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР: Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 620 с.

Петров Ю. Е. Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море) // Нов. систематики низших растений. Л., 1967. С. 15—20.

Стенина А. С. Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Диатомовые // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л., 1978. С. 21—26.

Стенина А. С. Состав и структура диатомовых комплексов естественных и антропогенно измененных водоемов // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 44—60.

Трифонова И. С., Петрова А. Л. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб., 1994. С. 80—109.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Jena, 1986. Bd 2/1. 876 S.; Teil 2. *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae.* 1988. Bd 2/2. 596 S.; Teil 3. *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae.* 1991a. Bd 2/3. 576 S.; Teil 4. *Achnanthaceae.* Kritische Erganzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema.* 1991b. Bd 2/4. 438 S.

Stenina A. S., Patova E. N., Noordhuis R. Phytoplankton // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems. Lelystad, Netherlands, 2000. P. 99—113, 298—308.

SUMMARY

The first data on the diatoms of the phytoplankton in the lakes of Kostyanoi Nos Cape and the adjacent area of the Pechora Bay shore of the Barents Sea are given. Species composition is characterized, dominating complexes are determined, ecological and geographical analysis is made. The list of taxa includes 187 species, varieties and forms with characteristics concerning salinity, pH and biogeographical groups. The diversity and the structure of diatom complexes are different in different ecological conditions, depending on the lake position and the influence of the bay.

УДК 581.9 : 574.58 (470.62) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Г. В. Ковалева

МИКРОВОДОРОСЛИ ОЗЕРА АБРАУ (КРАСНОДАРСКИЙ КРАЙ)

G. V. KOVALEVA. MICROALGAE OF THE ABRAU LAKE (KRASNODAR REGION)

Санкт-Петербургский государственный университет, каф. ботаники
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812) 328-08-52
E-mail: kovaleva galina@mail.ru
Поступила 16.06.2004
Окончательный вариант получен 12.10.2004

Исследованы микроводоросли планктона, обрастаний и колонок иловых отложений пресноводного оз. Абрау. Во флоре озера было обнаружено 167 видов микроводорослей из 7 отделов. Наиболее разнообразными по числу видов являются диатомовые (109 видов). В альгоценозе озера наряду с широко распространенными индифферентными видами присутствуют галофилы (24 вида) и мезогалобы (14), что не совсем типично для пресноводных водоемов. Диатомовая водоросль *Navicula pennata* var. *pontica* Mer. рассматривается как реликтовый вид, сохранившийся в озере с периода его отделения от древнего морского бассейна. В работе дан список водорослей, приводятся краткие литературные сведения об истории изучения, геоморфологии, гидрохимии, гидрологии, высшей водной растительности; анализируются гипотезы происхождения оз. Абрау.

Ключевые слова: микроводоросли, видовой состав, *Bacillariophyta*, оз. Абрау, Кавказ.

Исследования уникального пресноводного оз. Абрау, расположенного на высоте 75 м над ур. м. в 25 км к западу от г. Новороссийска, имеют более чем 100-летнюю историю, но до сих пор очень мало опубликованных материалов по видовому составу водорослей, так же как нет единого мнения относительно происхождения флоры и фауны этого водоема.

Первые исследования флоры оз. Абрау связаны с именем выдающегося русского ученого В. М. Арнольди, совершившего в августе 1920 г. и июне 1921 г. экскурсии на озеро, результаты которых были им опубликованы (Арнольди, 1922). В систематическом списке приводится 52 вида с разновидностями, среди которых наибольшее видовое разнообразие имеют эвгленовые (20 видов), зеленые (19), диатомовые (7), а синезеленые, золотистые и динофитовые водоросли представлены отдельными видами.[1] Арнольди были описаны 2 новых вида и 1 новая форма микроводорослей (*Euglena swirenkoi*, *Crucigenia hastifers*, *Kirchneriella lunaris* var. ? f. *solitaria*). В своей работе Арнольди проводит сравнение флоры оз. Абрау с другими озерами Европы и указывает на отсутствие в нем десмидиевых водорослей, типичных представителей пресноводного планктона. Основываясь на анализе видового состава, автор делает вывод об исключительной оригинальности флоры, но не соглашается с мнением предшествующих исследователей фауны оз. Абрау о реликтовом его происхождении, объясняя свою позицию отсутствием в озере водорослей, характерных для лиманов Черного и Азовского морей, а также реликтовых видов.

Неопубликованные данные о диатомовых водорослях донных отложений оз. Абрау приведены в дипломной работе Т. А. Куклиной «Диатомовые водоросли иловых отложений озера Абрау» (1957). В работе приводится обширный список диатомовых водорослей (59 видов) из колонок иловых отложений (2—32 см). Выводы, приведенные в этой работе, согласуются с мнением В. М. Арнольди.

С 1995 по 1998 г. нами были проведены исследования микроводорослей оз. Абрау. Полученные данные частично были опубликованы (Ковалева, 2003).

Целью данной работы было изучение видового состава микроводорослей планктона и перифитона оз. Абрау, сопоставление с литературными данными, а также анализ гипотез происхождения современной флоры озера.

Материал и методика

Оз. Абрау лежит среди крайних отрогов северо-западной части Кавказского хр., сложенных мергелистыми известняками и песчаниками мелового и эоценового возраста (Водяницкий, 1930). Озеро вытянуто по продольной оси с севера на юг, его длина достигает 2.5 км, и ширина 0.6 км (рис. 1).

Материалом для данного исследования послужили пробы воды из прибрежной части оз. Абрау (до глубины 1.5 м), обрастаний на камнях, дамбе, макрофитах (схема точек сбора проб на рис. 1). Пробы собраны в октябре 1995 г.; мае, октябре 1996 г. (сборы А. С. Чихачева); июне—июле 1996 г. (собственные сборы); июле 1997 г., апреле 1998 г. (сборы О. В. Черных). Пробы фиксировались 40%-м формалином до конечной концентрации в пробе 2—4 %. Исключение составили пробы планктона прибрежной части озера, собранные в апреле 1998 г., которые фиксировались 25%-м глютаральдегидом до конечной концентрации 1 %.

Всего исследовано 50 проб. Для идентификации диатомовых водорослей было приготовлено 44 постоянных препарата. В камерах Нажжота просмотрены пробы из водной толщи (сознательно не употребляем термин фитопланктон, поскольку исследовали прибрежную часть озера до глубин 1.5 м, где наблюдалось большое количество бентосных видов как в свободном, так и в прикрепленном к частичкам детрита состоянии).

[1] Отделы водорослей нами приведены в современной трактовке.

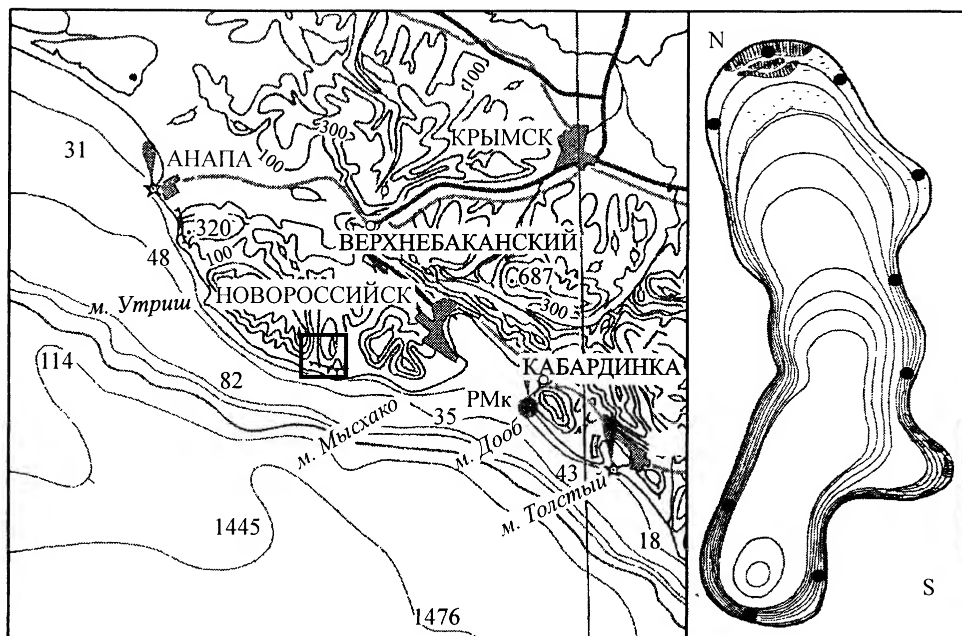


Рис. 1. Карты: *I* — географического расположения оз. Абрау, *II* — схемы точек отбора проб в озере.

Определение микроводорослей из всех отделов, за исключением диатомовых, проводилось в водных препаратах. Для изучения диатомовых водорослей были изготовлены постоянные препараты (Диатомовый..., 1949—1950; Жузе, 1953) с использованием высокопреломляющей среды Nafrax. Относительное обилие водорослей дано по 6-балльной шкале Вислоуха (Диатомовый..., 1949—1950).

Наибольшая глубина озера в южной части достигает 14 м, к северной части она заметно уменьшается. Западный и частично восточный берега имеют довольно ровную береговую линию и почти лишены мелководных участков. Исключением являются 2 мелководных залива (Тополевый и Нисонова) в юго-восточной части озера. Дно прибрежной зоны, кроме северного его конца и заливов, состоит в основном из осыпей щебня, а в более глубоких частях покрыто серым илистым грунтом. Дно мелководных участков покрыто более темным илом с большим содержанием разлагающихся растительных остатков.

Озеро находится в глубокой котловине, совершенно изолировано от моря и не имеет постоянного стока. Только весной при высоком уровне воды в озере через дренажную трубу происходит затопление плоскодонной котловины, находящейся ниже уровня озера в его южной части. Поскольку постоянного притока пресных вод не происходит, принято считать, что оз. Абрау подпитывается за счет ключей и атмосферных осадков, стекающих с крутых склонов в северный конец озера через ручей.

Прозрачность воды в озере не превышает 1 м, что, по мнению Водяницкого (1930), вызвано легкой разрушаемостью прибрежных горных пород и донных обломочных грунтов, а, на наш взгляд, обусловлено присутствием в планктоне большого количества детритных частиц (вероятнее всего, растительного происхождения), а также частой ветровой активностью, взмучивающей илистый грунт.

В настоящее время нет полных данных относительно гидрохимии этого озера. Некоторые сведения можно почерпнуть из работ В. А. Водяницкого (1930)

и В. С. Олейникова с соавт. (1957). Общее количество растворенных веществ (382.2 мг/л) является довольно высоким и зависит, в первую очередь, от большого количества солей кальция и магния, вымываемых из известковых пород, окружающих озеро. Высокое содержание ионов хлора (27.7 мг/л) и хлористых натрия и калия (48.8 мг/л), которые хоть и не превышают предел олигогалинности (1 г/л), все же не типично для пресноводных озер, поскольку в 2—5 раз больше обычного (Водяницкий, 1930). Данные по солености вод озера, полученные В. А. Водяницким, очень приблизительны — «вероятные комбинации солевого состава — NaCl — 35.2 мг/л» (Водяницкий, 1930: 136). По результатам аргентометрии, соленость вод озера в апреле 2000 г. (максимальный пресноводный сток в период таяния снега) составляла 0.314 ‰ (устное сообщение О. В. Степаньян). Таким образом, по международной классификации солоноватых вод, принятой на Венецианском симпозиуме в 1958 г. (цит. по: Прошкина-Лавренко, 1963), воды озера с концентрацией солей не менее 0.5 ‰ относятся к лимнетическим (пресноводным). Несомненно, что для оценки степени минерализации вод оз. Абрау необходимы более детальные и точные исследования в течение разных сезонов (захватывающие период максимума и минимума пресноводного стока).

Температурный режим озера изучен более детально. Температура воды в озере изменяется от 4.8 (в апреле), 12—20 (в мае) до 27 °С (в июле), снова понижаясь к декабрю до 4—5 °С (Водяницкий, 1930; Олейников и др., 1957). Полное замерзание оз. Абрау происходит только в исключительно холодные годы. Материал для данного исследования собирался в период с весны по осень, т. е. после прогрева вод до 5 °С (весенне-летний биологический сезон) и до понижения температуры воды в октябре (12 °С).

В то время как фауна озера изучена достаточно подробно и материалы этих исследований изложены в работах В. А. Водяницкого (1930), А. С. Чихачева (1997), В. А. Лужняка (2002), высшая водная растительность изучена слабо. Площадь, покрытая водными растениями, не так велика в сравнении с общей протяженностью берега, но в заливе Нисонова и северной части озера отмечались обильные заросли рдестов (*Potamogeton natans* L., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L.), горца земноводного (*Polygonum amphibium* L.), урути (*Myriophyllum verticillatum* L., *M. spicatum* L.). У берегов были обнаружены небольшие заросли *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Scirpus lacustris* L., *S. maritimus* L. В выбросах на берегу возле пос. Абрау обнаружен вид, который ранее не приводился в работах В. А. Водяницкого и В. М. Арнольди, — *Ceratophyllum demersum* L. — роголистник темно-зеленый (данные О. В. Степаньян). В целом состав водных растений типичен для пресных водоемов, хотя некоторые виды (тростник, камыш морской) могут переносить осолонение до 18 ‰, уруть — до 4, рдесты — до 1—2 ‰.

Необходимо также указать на то, что вокруг озера раскинулись виноградники, а непосредственно на берегу озера — завод шампанских вин «Абрау-Дюрсо» и поселок с тем же названием, что, несомненно, отражается на экологическом состоянии озера и требует отдельного исследования.

Результаты и обсуждение

В водной толще и обрастаниях прибрежной части оз. Абрау нами было выявлено 88 видов микроводорослей, из них: 70 — *Bacillariophyta*, 6 — *Dinophyta*, 4 — *Cyanophyta*, по 3 вида *Chlorophyta* и *Chrysophyta*, по 1 — *Euglenophyta* и *Cryptophyta*.

ТАБЛИЦА 1

Таксономическое разнообразие микроводорослей оз. Абрау

Отделы	Число видов			Общее число	
	по Арнольди, 1922	по Куклиной, 1957	Собственные данные	родов	видов
Bacillariophyta	7	59	70	29	109
Chlorophyta	19	—	3	13	19
Chrysophyta	2	—	3	4	5
Cryptophyta	—	—	1	1	1
Cyanophyta	3	—	4	5	6
Dinophyta	1	—	6	5	7
Euglenophyta	20	—	1	5	20
Всего	**52**	**59**	**88**	**62**	**167**

Сводный список микроводорослей оз. Абрау был составлен по собственным и литературным данным (Арнольди, 1922; Куклина, 1957). Представление о видовом разнообразии в различных отделах водорослей и вкладе авторов в их выявление показаны в табл. 1. Таким образом, во флоре озера к настоящему времени выявлено 167 видов микроводорослей, относящихся к 7 отделам.

В табл. 2 приведены сведения по экологии и галобности водорослей, которые взяты из работ А. И. Прошкиной-Лавренко (1953), R. Simonsen (1962), С. С. Бариновой с соавт. (2000), A. Ehrlish (1975). В работе принята система галобов R. Kolbe (Прошкина-Лавренко, 1953) с учетом измененных данных по галобности некоторых видов. В спорных случаях, где есть несоответствие трактовок галобности вида разными авторами, приводится обозначение по разным системам, а жирным шрифтом выделен тот вариант, который мы сочли приемлемым.

ТАБЛИЦА 2

Систематический список микроводорослей оз. Абрау

Таксоны	Галобность	Место обитания	Литературные данные		Собственные данные	
			А	К	Водная толща	Обрастания
			Cyanophyta			
Anabaena sp.	—	P	+	—	—	—
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	**hl**	P	+	—	—	—
Aphanocapsa inserta (Lemm.) Cronb. et Kom.-Legner	**i**	P	—	—	2	—
Merismopedia tenuissima Lemm.	i — **hl**mh	P	—	—	2	—
M. punctata Meyen	**hl**	P	—	—	1	—
Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Kom.-Legner. et Cronb.	**hl**	P	+	—	1	—
			Euglenophyta			
Euglena acus Ehr. f. *acus*	**i**	P	+	—	—	—
E. acus f. *curvata* Arnoldii	—	P	+	—	—	—
E. acutissima Lemm.	**oh**	P	+	—	—	—
E. ehrenbergii Klebs.	**oh**	P	+	—	—	—
E. polymorpha Dang.	**oh**	P	+	—	—	—
E. swirenko Arnoldii	**oh**	P	+	—	—	—

Таксоны	Галобность	Место обитания	Литературные данные		Собственные данные	
			А	К	Водная толща	Обрастания
Euglena tripteris (Duj.) Klebs.	**oh**	P	+	—	—	—
Lepocinclis texta (Duj.) Lemm.	**oh**	P	+	—	—	—
L. ovum (Ehr.) Lemm.	**i**	P	+	—	—	—
Phacus acuminata Stokes	**i**	P	+	—	—	—
P. curvicauda Swir.	**oh**	P	+	—	—	—
P. pleuronectes (O. F. M.) Duj.	**i**	P	+	—	—	—
P. longicauda (Ehr.) Duj. f. *longicauda*	**i**	P	+	—	—	—
P. longicauda f. *torta* Lemm.	—	P	+	—	—	—
Monomorphyna purum (Ehr.) Mereschk.	**i**	P	+	—	—	—
Trachelomonas granulata Swir.	**oh**	P	+	—	—	—
T. nigra Swir.	**i**	P	+	—	—	—
T. volvocinopsis Swir.	**i**	P	+	—	—	—
T. volvocina Ehr.	**i**	P	+	—	1	—
Trachelomonas sp.	—	P	+	—	—	—
Chlorophyta						
Ankistrodesmus radiatus (Chod.) Lemm.	—	P	+	—	—	—
Chodatella quadriseta Lemm.	**i**	P	+	—	—	—
Coelastrum microporum Naeg.	**i**	P	+	—	—	—
Crucigenia hastifera Arnoldii	—	P	+	—	—	—
C. triangularis Chodat.	—	P	+	—	—	—
Dictyosphaerium ehrenbergianum Naeg.	—	P	+	—	—	—
Golenkinia radiata Chod.	**i**	P	+	—	—	—
Kirchneriella contorta (Schmidle) Bohlin.	**i**	P	+	—	—	—
K. lunaris (Kirchn.) Moeb.	**i**	P	+	—	—	—
Monoraphidium contortum (Thur.) Kom.-Legner.	**i**	P	+	—	1	—
Micractinium pussillum Fres.	—	P	+	—	—	—
Pediastrum duplex Meyen var. *duplex*	**i**	P	+	—	1	—
P. duplex var. *clathratum* A. Br.	—	P	+	—	—	—
P. duplex var. *reticulatum* A. Br.	**i**	P	+	—	—	—
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chodat.	**i**	P	+	—	—	—
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	**i**	P	+	—	3	—
Selenastrum bibrajanum Reinsch.	—	P	+	—	—	—
Tetraedron minimum (A. Br.) Hansg.	**i**	P	+	—	—	—
T. trigonum (Schroed.) Lemm.	—	P	+	—	—	—
Chrysophyta						
Chromulina verrucosa Klebs.	**i**	P	—	—	1	—
Chrysococcus cystophorus Skuja	**oh**	P	—	—	1	—
C. rufescens Klebs	**oh**	P	—	—	2	—
Dinobryon divergens Imh.	**i**	P	+	—	—	—
Mallomonas sp.	—	P	+	—	—	—
Dinophyta						
Heterocapsa sp.	**mh**	P	—	—	1	—
Glenodinium elpatiewskyi (Ostf.) Schiller	**oh**	P	—	—	4	—
G. penardiforme (Lind.) Schiller	**i**	P	—	—	1	—
Goniaulax spinifera (Clap. et Lochm.) Dies.	**mh**	P	—	—	3	—

Таксоны	Галобность	Место обитания	Литературные данные		Собственные данные	
			А	К	Водная толща	Обраста-ния
Gymnodinium euritopum Skuja	**i**	P	—	—	1	—
Peridinium cunningtotii Lemm.	—	P	+	—	—	—
Genus et sp. indet	—	—	—	—	1	—
Cryptophyta						
Cryptomonas erosa Ehr.	i — **mh***	P	—	—	1	—
Bacillariophyta						
Achnanthes exilis Kütz.	**oh**	B	—	—	2	—
A. minutissima Kütz. var. *minutissima*	i	B	—	+	1	4
A. minutissima var. *cryptocephala* Grun.	i	B	—	+	—	—
A. montana Krasske	—	B	—	—	1	—
Amphora coffeaeformis Ag.	**mh** *plePG	B	—	—	2	—
A. libyca Ehr.	**hl**	B	—	+	2	3
A. lineolata Ehr.	hl — ***mh**	B	—	—		1
A. ovalis Kütz.	**i**	B	—	+	2	3
A. pediculus (Kütz.) Grun.	**i**	B	—	+	2	3
A. perpusilla Grun.	**i**	B	—	+	2	2
Amphora sp.	—	—	—	—	1	2
Anomoeoneis sphaerophora (Kütz.) Pfitz.	**hl** — *mh	B	—	+	—	—
A. vitrea (Grun.) Ross	**i**	B	—	+	1	1
Asterionella gracillima (Hantz.) Hieb.	**i**	P	+	—	—	—
A. formosa Hass.	**i**	P	—	—	4	—
Attheya zachariassi Brun.	**i**	P	+	—	—	—
Aulacoseira crenulata (Ehr.) Thw.	—	P	+	—	—	—
A. granulata (Ehr.) Sim.	i	P	+		3	—
A. italica (Kütz.) Sim.	i	P	—	+	2	—
Cocconeis disculus (Schum.) Cl.	i	B	—	—	1	—
C. pediculus Ehr.	**hl** — *meOg	B	—	—	2	3
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Cl.	**i**	B	—	+	2	3
C. placentula var. *intermedia* (Herib.) Cl.	**i**	B	—	+	—	3
C. scutellum Ehr. var. *scutellum*	hl ***plePG** ePg	B	—	—	—	2
C. scutellum var. *minutissima* Grun.	**hl**	B	—	+	—	—
Cyclotella comta (Ehr.) Kütz.	i	P	—	+	—	—
C. kützingiana Thw.	i — **hl**	P	—	+	—	1
C. meneghiniana Kütz.	**hl** — *pleOg	P	—	+	1	1
C. pseudostelligera Hust.	**i**	P	—	—	3	—
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.	i	B	—	—	3	2
C. solea (Bréb.) W. Sm.	**i** — *meOg	B	—	+	3	4
Cymbella aequalis W. Sm.	**i**	B	—	+	—	—
C. affinis Kütz.	**i**	B	—	+	3	4
C. amphicephala Nag.	**i**	B	—	+	—	—
C. angustata (W. Sm.) Cl.	**i**	B	—	+	—	—
C. borealis Cl.	**oh**	B	—	—	—	1
C. caespitosa (Kütz.) Brun.	**i** — *meOg	B	—	+	1	1
C. cesatii (Rabenh.) Grun.	**i**	B	—	+	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны	Галобность	Место обитания	Литературные данные		Собственные данные	
			А	К	Водная толща	Обрастания
Cymbella cymbiformis Ag.	**i**	В	—	—	2	—
C. delicatula Kütz.	**i**	В	—	+	—	—
C. ehrenbergii Kütz.	**i**	В	—	+	—	—
C. helvetica Kütz.	**i**	В	—	+	4	5
C. microcephala Grun.	**i**	В	—	+	—	—
C. sinuata Greg.	**i** — *meOg	В	—	+	—	—
C. turgidula Grun.	—	В	—	+	—	4
Diploneis oblongella (Kütz.) Cl.	**hl** — *meOg	В	—	+	—	1
Epithemia argus Kütz.	**i**	В	—	+	—	4
E. sorex Kütz.	**hl** — *pleOg	В	—		1	3
E. zebra (Ehr.) Kütz. var. *zebra*	**i** — *meOg	В	—	+	1	2
E. zebra var. *porcellus* (Kütz.) Grun.	i — **hl**	В	—	+	—	—
Eunotia arcus Ehr. var. *arcus*	**i** — hb	В	—	+	—	—
E. arcus var. *fallax* Grun.	**i** — hb	В	—	+	—	—
E. parallela Ehr.	**i** — *hlx	В	—	+	—	—
Fragilaria brevistriata Grun.	i — **hl** *meOg	В	—	+	—	3
F. construens (Ehr.) Grun. var. *subsalina* Hust.	i — **hl** — *pleOg	В	—	+	1	1
F. intermedia Grun.	**i** — *meOg	В	—	+	—	—
Gomphonema acuminatum Ehr.	**i**	В	—	—	2	—
G. angustatum (Kütz.) Rabenh.	**i** — *pleOg	В	—	—	1	—
G. intricatum Kütz. var. *intricatum*	**i**	В	—	+	—	—
G. intricatum var. *dichotomum* (Kütz.) Grun.	**i**	В	—	+	—	—
G. olivaceum (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*	**i** — *meOg	В	—	—	3	—
G. olivaceum var. *calcareum* Cl.	**i** — *meOg	В	—	+	3	4
G. olivaceum var. *minutissimum* Hust.	**i**	В	—	+	—	—
G. olivaceum var. *staurophorum* Pantocsek	—	В	—	—	1	—
G. parvulum (Kütz.) Grun.	i — **hl** *meOg	В	—	+	—	—
G. truncatum Ehr.	**i**	В	—	—	1	2
Gyrosigma attenuatum (Kütz.) Rabenh.	**i** — *meOg	В	—	—	1	—
Licmophora gracilis (Ehr.) Grun.	**ph** — ePg	В	—	—	—	1
Lyrella pygmaea (Kütz.) Makar. et Kar.	**mh**	В	—	+	—	—
Mastogloia smithii var. *lacustris* Grun.	**hl** — *pleOg	В	—	—	—	1
Mastogloia sp.	—	В	—	—	2	—
Navicula bulnheimii Grun.	**hl**	В	—	—	4	5
N. capitata Ehr.	**hl**	В	—	+	—	—
N. cryptocephala var. *intermedia* Grun.	i — **hl** *heOg	В	—	+	—	—
N. cryptotenella Lange-Bertalot	**i**	В	—	—	4	4
N. digitoradiata (Greg.) Ralfs	**mh** — *α-mh	В	—	—	—	2
N. menisculus (Schum.) Hust.	**hl** — *meOg	В	—	+	—	—
N. oblonga Kütz.	**i** — *meOg	В	—	+	—	—
N. pennata var. *pontica* Mer.	**mh**	В	—		3	2
N. pupula var. *capitata* Skv. et Meyer	**hl** — *meOg	В	—	+	—	—
N. radiosa Kütz.	i — **hl**	В	—	+	2	3
Navicula sp.	—	В	—	—	3	—
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.	**i** — *pleOg	Р	+	—	4	3
N. amphibia Grun.	**i** — *meOg	В	—	+	—	—

Таксоны	Галобность	Место обитания	Литературные данные		Собственные данные	
			А	К	Водная толща	Обрастания
N. angustata (W. Sm.) Grun.	i	B	—	+	—	—
N. pumila Hust.	—	B	—	—	4	2
N. sigma (Kütz.) Sm.	**mh** — *eMg heMg	—	—	—	2	1
N. sigmoidea (Ehr.) W. Sm.	**i**	B	—	—	2	—
N. vermicularis (Kütz.) Grun.	**i**	B	—	—	2	2
Opephora martyi Herib.	**i** — *pleOg	B	—	—	1	—
Pinnularia braunii var. *amphicephala* (A. Mayer) Hust.	**hb**	B	—	—	1	—
P. gibba Ehr.	**i**	B	—	+	—	—
P. microstauron (Ehr.) Cl.	**i** — *meOg	B	—	+	—	—
P. viridis (Nitzsch.) Ehr.	**i** — *meOg	B	—	+	—	—
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.	hl — *pleOg — **mh**	B	—	—	2	—
Staurosirella pinnata (Ehr.) Williams et Round	**hl**	B	—	+	3	1
Stephanodiscus hantzschii Grun.	**i** — *meOg	B	—	—	4	2
Surirella brebissonii Krammer et Lang.-Bert.	***mh**	B	—	—	4	—
S. minuta Bréb.	—	B	—	—	—	1
Synedra acus Kütz. var. *acus*	**i**	P	+	—	—	—
S. acus var. *delicatissima* W. Sm.	—	P	—	—	—	—
S. amphicephala Kütz.	**i**	B	—	+	—	—
S. capitata Ehr.	**i** —	B	—	+	—	—
S. ulna (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*	**i** — *meOg	B	—	—	2	—
S. ulna var. *biceps* (Kütz.) Schonf.	**i**	B	—	+	—	2
S. ulna var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H.	**i**	B	—	—	2	—
Synedra aff. *laevigata* var. *angustata* Grun.	***mh**	B	—	—	1	—
Synedra sp.	—	—	—	—	3	2
Tabularia tabulata (Ag.) Snoeijs	**mh** — *eMg ePg	B	—	—	4	—

Примечание. Галобность: по системе Кольбе (hb — галофоб, hl — галофил, i — индефферент, mh — мезогалоб, oh — олигогалоб, ph — полигалоб) с дополнениями из системы Simonsen (*plePG — плеоэвригалинный полигалоб; *eMg — эвригалинный мезогалоб; *heOg — холоэвригалинный олигогалоб; *pleOg — плейоэвригалинный олигогалоб; *meOg — мезоэвригалинный олигогалоб; *α-mh — альфа-мезогалоб (0.5—10 ‰)) и системы A. Ehrlish (1975) (ePg — эвригалинный полигалоб; heMg — холоэвригалинные (3—110 ‰)). В случаях несоответствия трактовок галобности вида разными авторами, нами выделен жирным шрифтом тот вариант, который мы сочли приемлемым. Местообитание: B — бентос, P — планктон. Литературные данные — по литературным данным: А — В. М. Арнольди (1922), К — Т. А. Куклина (1957). Собственные данные — частота встречаемости по шкале Вислоуха: 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко, 4 — часто, 5 — очень часто.

Анализ экологической приуроченности водорослей показал, что все представители синезеленых, зеленых, криптофитовых, динофитовых и эвгленовых водорослей встречены только в водной толще (табл. 2), хотя большинство из них обитали не в свободном состоянии, а прикреплялись к частичкам детрита.

В пробах из водной толщи найдено 74 вида диатомовых, причем преобладающее большинство — организмы, типичные для бентоса и обрастаний. Из типично планктонных диатомовых найдено только 12 видов, среди которых чаще других встречены *Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata*, *A. italica*, *Nitzschia acicularis*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. pseudostelligera* (3 по-

следних вида так же часто встречались и в пробах обрастаний). Как и представители других водорослей, диатомовые встречались в этих пробах на частицах детрита, что является следствием отбора проб на мелководных участках, где невозможно было избежать процесса взмучивания донных отложений. Некоторые виды бентосных диатомовых были встречены только в пробах водной толщи, и не отмечены в пробах обрастаний: *Opephora martyi*, *Pinnularia braunii* var. *amphicephala*, *Gomphonema acuminatum*, *G. angustatum*, *G. olivaceum* var. *olivaceum*, *G. olivaceum* var. *staurophorum*.

В пробах обрастаний доминировали представители родов *Cymbella* (*P. affinis*, *C. helvetica*, *C. turgidula*), *Epitemia argus*, *Gomphonema olivaceum* var. *calcareum*, *Navicula* (*N. bulnheimii*, *N. cryptotenella*), *Nitzschia pumila*, *Cymatopleura* (*C. solea*, *C. elliptica*).

Наибольшее видовое разнообразие характерно для диатомовых водорослей (109 видов и разновидностей из 29 родов). На втором месте по числу видов стоят эвгленовые (20 видов) и зеленые водоросли (19), но по разнообразию родов заметно преобладают зеленые (19 родов). Остальные отделы водорослей представлены единичными видами.

Среди диатомовых самыми разнообразными по числу представителей (табл. 2) являются роды *Cymbella* (14 видов и разновидностей), *Navicula* (11), *Gomphonema* (10), *Synedra* (9), *Amphora* (7), *Nitzschia* (7), *Cocconeis* (6). Учитывая то, что материал из колонок иловых отложений (Куклина, 1957) отражает тенденции развития альгологического сообщества на протяжении десятков лет, мы провели его сравнение с современными данными (перифитон и водная толща). В целом перечисленные выше роды сохраняют статус доминирующих по количеству видов, хотя их порядок меняется. Так, по материалам Т. А. Куклиной, на первом месте стоит род *Cymbella* (12 видов), затем *Navicula* (6), *Gomphonema* (5), *Amphora* (4). По результатам наших исследований, доминируют представители рода *Amphora* (7), в родах *Cymbella*, *Gomphonema*, *Navicula* по 6 видов и разновидностей, им немного уступают роды *Cocconeis*, *Nitzschia*, *Synedra* (по 5). Таким образом, в современный период существования озера соотношение доминирующих родов было постоянным.

В. М. Арнольди (1922) привел лишь 7 планктонных видов диатомовых и сделал вывод о том, что в формировании общего облика альгофлоры оз. Абрау диатомовые играют подчиненную роль. Он не приводит схемы отбора проб, но судя по тщательно проведенным замерам глубины и по видовому составу, им исследовались пробы из самой глубокой части озера, т. е. собственно планктонное сообщество водорослей. Вероятно, открытая часть озера с низкой прозрачностью и сильным ветровым перемешиванием делает толщу воды неблагоприятным биотопом для микроводорослей, и поэтому наибольшего видового разнообразия они достигают в прибрежной части озера. Хотя такая закономерность, по-видимому, проявляется лишь в летний период (поскольку в холодные сезоны года именно прибрежная часть озера быстрее промерзает), и, как это было показано на других водоемах, количественное развитие планктонных водорослей в зимний период существенно выше, чем бентосных (Ковалева, Селиванов, 2000).

Анализ микроводорослей по соотношению видов различной галобности (табл. 3) показал, что в озере доминируют олигогалобы (128 видов), из них преобладают индифферентные виды (90), причем эти виды наиболее массовые. Второе место занимают галофилы (24), а из галофобов отмечен лишь 1 вид. Следует отметить довольно большое количество мезогалобных видов (14), что не совсем типично для пресных водоемов. Наибольшее количество мезогалобов и галофилов выявлено среди диатомовых водорослей (соответственно 11 и 20 видов).

ТАБЛИЦА 3

Соотношение видов разной галобности в оз. Абрау

Отделы	Галобность							Всего видов
	олигогалобы				мезогалобы	полигалобы	галобность неизвестна	
	oh*	hl	hb	i	mh	ph	—	
Bacillariophyta	2	20	1	64	11	1	10	**109**
Clorophyta	—	—	—	11	—	—	8	**19**
Chrysophyta	2	—	—	2	—	—	1	**5**
Cryophyta	—	—	—	—	1	—	—	**1**
Cyanophyta	—	3	—	2	—	—	1	**6**
Dinophyta	1	—	—	2	2	—	2	**7**
Euglenophyta	8	—	—	9	—	—	3	**20**
Всего	**13**	**24**	**1**	**90**	**14**	**1**	**25**	**167**

Примечание. Галобность по системе Кольбе — oh* — олигогалоб (без разделения): hl — галофил, hb — галофоб, i — индифферент, mh — мезогалоб, ph — полигалоб.

На основе анализа галобности флоры нет веских причин говорить о реликтовом происхождении озера, поскольку практически все мезогалобные виды встречены единично или редко, за исключением *Navicula pennata* A. S. var. *pontica* Mer. Эта разновидность заслуживает особого внимания, поскольку ее географическое распространение ограничено азово-черноморским регионом. *Navicula pennata* var. *pontica* часто встречается в прибрежной зоне Черного моря (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963) и южной части Азовского моря (Ковалева, 2000). Первоначально эта разновидность была описана С. К. Мережковским (1902—1903) и условно отнесена к *Navicula pennata* A. S. Диагноз разновидности (Прошкина-Лавренко, 1963) и анализ собственных данных приводят нас к убеждению, что эта разновидность существенно отличается от типового вида размерами, количеством штрихов, географическим распространением. В ископаемом состоянии *Navicula pennata* var. *pontica* известна из меотических отложений Таманского п-ова (Макарова, Козыренко, 1966), где ее рассматривают как морской вид. Мы считаем эту разновидность эндемиком азово-черноморского региона и относим к реликтовому элементу флоры.

Кроме диатомовых, в планктоне оз. Абрау отмечено 2 вида (мезогалобных вида) динофитовых (табл. 2). Их количественное развитие в планктоне убеждает в том, что это не случайно занесенные виды. Однако трудность определения динофитовых в водных препаратах и слабая изученность пресноводных представителей этой группы не позволяет нам с уверенностью рассматривать найденные виды в качестве представителей реликтовой солоноватоводной флоры.

Существуют разные точки зрения на происхождение оз. Абрау и его биоты. Наиболее дискуссионными вопросами являются: гипотезы возникновения оз. Абрау на высоте 75 м над ур. м.; время возникновения бассейна; проблема реликтовости биоты оз. Абрау и критерии ее выявления.

Геологическое происхождение оз. Абрау хорошо описано в работе Водяницкого (1930). Сам автор не сомневается в том, что озеро имело непосредственную связь с древними морскими водоемами, но приводит мнение геолога Ивченко, не нашедшего доказательств связи с морями Восточного Паратетиса в литологии окружающих озеро пород. По мнению Ивченко, оз. Абрау — результат эрозионной деятельности вод, стекающих с окрестных гор. Озеро заполняет нижнюю часть до-

лины, сложенную меловыми породами и замкнуто с юга прочными эоценовыми отложениями. Водяницкий высказывает убежденность в том, что плиоценовые и постплиоценовые моря покрывали нынешний горизонт оз. Абрау, приводя в доказательство тому наличие на побережье Черного моря древних морских террас на высоте 50—250 м над ур. м. Кроме того, Водяницкий высказывает предположение, что период погружения этого района под уровень древнего морского бассейна был незначительным, поэтому те немногие отложения, которые успели образоваться, могли подвергнуться процессам выветривания (Водяницкий, 1930: 134). Заслуживает внимания и предположение Водяницкого о том, что оз. Абрау с момента своего отделения от древнего моря располагалось не в том же месте и не на том уровне, что теперь. Вероятно, уровень моря лежал выше современного, а озеро постепенно переместилось вниз по долине, по мере размывания подстилающих пород. В этом случае ископаемые донные отложения озера следует искать не на месте современного расположения озера, а выше по долине (Водяницкий, 1930: 135). Но пока литология этого района не будет исследована детально, любые гипотезы носят предположительный характер. Тем не менее, изучив доступную нам литературу, мы нашли косвенные подтверждения тому, что оба предположения Водяницкого имеют основание.

Н. М. Страхов (1948) упоминает о морских террасах (Керченский, Таманский п-ов, Кавказское побережье) времен Древнеэвксинского бассейна, когда уровень моря был выше на 18—50 м. Заметная трансгрессия отмечалась еще раньше в позднем миоцене—раннем плиоцене, в период существования Понтического моря-озера, причем по составу фауны и флоры этого водоема он отличался заметным опреснением. Вся неогеновая эпоха отличалась интенсивным орогенезом, но, по замечанию Страхова (1948: 288), лишь центральная часть Средиземноморского орогенического пояса испытывала крупную регрессию, тогда как западная и юго-восточная части Тетиса (Паратетиса), несмотря на складкообразование, оставались погруженными под уровень моря.

Гипотезу крупных планетарных колебаний уровня Мирового океана в плиоцене и четвертичном периоде высказывал Г. У. Линдберг (1975). По его данным, максимальная трансгрессия достигала высоты 180 м над ур. м., на что указывают средиземноморские плиоценовые террасы. В середине четвертичного периода уровень моря после регрессии вновь поднялся на 80 м и только после очередной регрессии установился на современном уровне. Именно влиянием 180 м планетарной трансгрессии, так же как и трансгрессиями меньшего масштаба, по мнению Г. У. Линдберга, можно объяснить находки в пресноводных озерах морских и солоноватоводных организмов. Кроме того, он указывает, что береговые линии подпертых трансгрессиями озер следует искать вдали от современных береговых линий, в пределах изогипс соответствующих очередной трансгрессии (Линдберг, 1975: 13).

Таким образом, появление озера на высоте 75 м над ур. м. можно объяснить неотектоническими движениями.

Чтобы получить дополнительную информацию относительно древности флоры оз. Абрау, мы попытались сопоставить список современных видов диатомовых водорослей (наиболее изученных в палеонтологическом аспекте группы) с известными литературными данными по ископаемым диатомовым третичного и четвертичного периода бассейнов Восточного Паратетиса (Диатомовый..., 1949—1950; Макарова, Козыренко, 1966; Ольштынская, 1999). Анализ данных показал, что современная диатомовая флора оз. Абрау имеет существенный процент сходства с неогеновыми бассейнами (миоцен и плиоцен): 36 % с миоценовыми бассейнами (16 % — с сармат, 14 — меотис, 2 — понт) и 30 % — с плиоценовыми бассейна-

ми (плиоцен неразделенный — 20, акчагыл — 10 %). Следует отметить, что эти данные во многом отражают степень изученности ископаемых флор. Полученные результаты свидетельствуют о том, что среди диатомовых оз. Абрау есть виды с длительной историей, которые гипотетически могут указывать на преемственность от флоры древнего моря. Сопоставляя эти данные с периодами трансгрессий, можно предположить, что возникновение озера теоретически могло произойти на границе миоцена—плиоцена (в понте) или, что более вероятно, гораздо позднее — в плейстоцене (древнеэвксинский бассейн). К тому же выводу пришел В. А. Водяницкий (1930), анализируя перечень «реликтовых видов фауны озера Абрау» и однозначно высказываясь за морское происхождение озера. Он поддерживал точку зрения А. Н. Державина о том, что «положение оз. Абрау в полосе постплиоценовых террас позволяет отнести образование озера к временам Эвксинского моря» (Водяницкий, 1930: 152).

Вопрос о реликтовости биоты оз. Абрау очень дискуссионен. Возможны 2 подхода к решению этой проблемы: анализ современной биоты с точки зрения галобности и присутствия в ее составе реликтовых видов.

Палеонтологические данные свидетельствуют, что для морей Восточного Паратетиса в плиоцене была типична солоноватоводная и солоноватоводно-пресноводная фауна и флора (Страхов, 1945; Ольштынская, 1999). В таком случае, полученные нами данные о соотношении во флоре озера мезогалобов и галофилов могут служить подтверждением того, что оз. Абрау является остатком древнего водоема Восточного Паратетиса (вероятно, древнеэвксинского бассейна).

В. М. Арнольди, указывая на своеобразие флоры оз. Абрау, писал об отсутствии в ее составе типичных для прочих пресноводных озер десмидиевых водорослей, а В. А. Водяницкий констатирует, что помимо наличия в фауне оз. Абрау солоноватоводных видов в ней отсутствуют целые группы обычных пресноводных организмов, таких как *Ostracoda*. Другие группы, обычные в пресных водоемах (*Cladocera* и моллюски), развиты чрезвычайно слабо (Водяницкий, 1930: 151). По его мнению, это свидетельствует о том, что на протяжении довольно длительного времени озеро сохраняет свою фаунистическую изолированность. По данным В. А. Водяницкого, список организмов морского происхождения, найденных в озере (как беспозвоночных, так и рыб), насчитывает 9 видов, в том числе — абраусская тюлька (Водяницкий, 1930). Этот вид, считавшийся эндемиком оз. Абрау и практически исчезнувший, позже был найден в пресноводных водоемах Турции (оз. Абулионд) (Чихачев, 1997; Лужняк, 2002).

В. М. Арнольди являлся противником гипотезы о реликтовости озера, исходя из того, что во флоре Абрау в то время не было обнаружено ни одного вида, характерного для лиманов Азовского и Черного морей. В то же время он провел сравнение флоры микроводорослей Абрау с другими пресноводными озерами Европы (Арнольди, 1922: 58—59), но заметного сходства не обнаружил. Мы от этого отказались, поскольку оз. Абрау находится в черноморском районе и если оно в действительности является реликтовым, то своим происхождением обязано какому-то бассейну, оставшемуся после распада Восточного Паратетиса, а следовательно, и связи следует искать в водоемах этого региона. Для нашего сравнения мы использовали собственные и литературные данные по видовому составу микроводорослей Черного и Азовского (включая лиманы), Каспийского, Аральского морей, кроме того, мы сопоставили их с флорой двух пресноводных озер (Лиманчик, Севан). Флора этих водоемов пока не является изученной досконально, но имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют утверждать, что во флоре микроводорослей оз. Абрау имеется значительный процент видов, общих как с

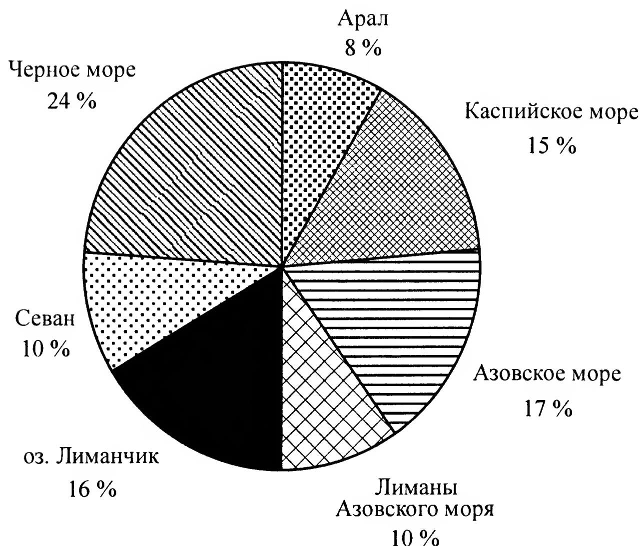


Рис. 2. Диаграмма сходства таксономического состава микроводорослей оз. Абрау с другими водоемами.

Черным и Азовским (включая лиманы), так и с Каспийским и Аральским морями (рис. 2).

В заключение следует отметить, что вопрос о происхождении и реликтовости оз. Абрау остается открытым. Вероятно, современное расположение озера связано с неотектоническими движениями в данном регионе. Оно могло образоваться на рубеже миоцена—плиоцена (понт) или позднее — в плейстоцене (древнеэвксинский бассейн). Современная флора озера состоит преимущественно из эврибионтных видов, в составе которых много галофилов и мезогалобов. Исходя из гипотезы о том, что Абрау является остатком древнего солоноватоводно-пресноводного водоема, можно предположить, что флора озера эволюционировала в сторону эврибионтности. Из реликтовых видов микроводорослей (найденных только в азово-черноморском регионе) в оз. Абрау сохранилась диатомовая *Navicula pennata* var. *pontica.*

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Т. Ф. Козыренко и О. В. Степаньян за консультации, конструктивные советы и обсуждение материалов данной статьи, а также благодарит А. С. Чихачева и О. В. Черных за помощь при отборе проб.

Работа выполнена при поддержке гранта N 15024292 International Fellowships Program (Institute of International Education).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди В. М. Две экскурсии на озеро Абрау // Журн. РБО. Л., 1922. Т. VII. С. 51—72.

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Водоросли — индикаторы в оценке качества окружающей среды. Ч. II. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов. 2000. С. 60—146.

Водяницкий В. А. К познанию фауны озера Абрау // Рабоч. Новорос. биол. ст. им. Арнольди. Новороссийск, 1930. Вып. 4. С. 131—156.

Диатомовый анализ / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1949—1950. Кн. 1—3.

Жузе А. П. К методике технической обработки горных пород в целях диатомового анализа // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 206—220.

Ковалева Г. В. Видовой состав и сезонная динамика эпифитонных диатомовых водорослей Динского залива и северо-западной части Таманского лимана // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сб. тр. АзНИИРХ (1998—1999 гг.). Ростов-на-Дону, 2000. С. 56—61.

Ковалева Г. В. К истории изучения водорослей озера Абрау (пос. Абрау-Дюрсо) // Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация. Матер. юбил. конф. молодых ученых. Одесса, 2003 С. 72.

Ковалева Г. В., Селиванов И. П. Фитопланктон прибрежного ценоза Азовского моря в холодные сезоны года // Закономерности океанографических и биологических процессов в Азовском море. Апатиты, 2000. С. 197—212.

Куклина Т. А. Диатомовые водоросли иловых отложений озера Абрау. Дипломная работа. Место хранения рукописей С.-Петерб. ун-т биол.-почв. ф-т, каф. ботаники. Л., 1957. 46 с.

Линдберг Г. У. Влияние изменений уровня океана на развитие крупных озер // История озер в плейстоцене. Тез. докл. IV Всесоюзн. симп. по истории озер. Л., 1975. Т. 2. С. 9—14.

Лужняк В. А. Ихтиофауна водоемов Черноморского побережья России и проблемы сохранения ее биоразнообразия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 2002. 24 с.

Макарова И. В., Козыренко Т. Ф. Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР. Л., 1966. 69 с.

Мережковский К. С. Список диатомовых Черного моря // Бот. зап. СПб., 1902—1903. Вып. 19. С. 51—88.

Олейников В. С., Широкова Л. И., Павлова Н. Н. Материалы по фауне и биологии рыб озер Абрау и Лиманчик // Уч. зап. РГУ. Ростов-на-Дону, 1957. Т. 57. Вып. 1. С. 75—97.

Ольшанская А. П. Кайнозойский этап развития диатомовой флоры Украины (биостратиграфия, эволюция, палеоэкология): Автореф. дис. ... д-ра геол. наук. Киев, 1999. 35 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатом. сб. Л., 1953. С. 186—204.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. Л., 1955. 222 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. Л., 1963. 243 с.

Страхов Н. М. Основы исторической геологии. М.; Л., 1948. Ч. II. 396 с.

Чихачев А. С. Ихтиофауна реликтового озера Абрау // Тез. докл. Первого конгресса ихтиологов России (Астрахань). М., 1997. С. 29.

Ehrlish A. The Diatoms from surface sediments of the Bardawil Lagoon (Northen Sinai) — Paleoecological Significance // Nova Hedwiga. 1975. Beih. 53. P. 253—277.

Simonsen R. Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee // Intern. Hidrobiol. 1962. Beih. 1. S. 1—144.

SUMMARY

The planktonic and periphytic microalgae and those of surface sediments of the freshwater lake Abrau located at the Caucasian Black Sea coast, 75 m a. s. l. were investigated. The check-list of 167 algae species recorded in the lake is given. Diatoms are the most diverse (109 species). Published data on the history of study, geomorphology, hydrology, hydrochemistry of the lake are generalized. Some hypotheses on the origin of the Abrau Lake have been speculated. It is supposed that *Navicula pennata* var. *pontica* Mer. (*Bacillariophyta*) is a relic species, and has been living in the lake since a time of its segregation from an ancient geological paleobasin.

УДК 582.475.2 : 581.162.41 : 630 × 164.4 : 630 × 416.17 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Е. В. Бажина

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГОВ *ABIES SIBIRICA*, ПОРАЖЕННОЙ РЖАВЧИННЫМ РАКОМ (*MELAMPSORELLA CERASTII*)

E. V. BAZHINA. POLLEN VIABILITY AND SHOOT VARIABILITY OF *ABIES SIBIRIC*A TREES DAMAGED BY *MELAMPSORELLA CERASTII*

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 433686
E-mail: genetics@forest.akadem.ru
Поступила 26.04.2004
Окончательный вариант получен 02.11.2004

Исследования жизнеспособности пыльцы и изменчивости побегов и хвои деревьев *Abies sibirica* пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком (возбудитель — *Melampsorella cerastii*), показали, что происходит снижение прорастания пыльцы и длины пыльцевых трубок, уменьшение биометрических показателей побегов и хвои. Содержание запасных питательных веществ и физиологически активных соединений в пыльце у больных деревьев было ниже, чем у здоровых.
Ключевые слова: *Melampsorella cerastii*, жизнеспособность пыльцы, морфология побегов и хвои, *Abies sibirica*.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) крайне неустойчива к воздействию стрессов абиотического и биотического характера (Алексеев, Шабунин, 2000; Бажина, Третьякова, 2001). Одним из факторов, негативно влияющих на нее, является ржавчинный рак, вызываемый грибом *Melampsorella cerastii* Wint. (Купревич, 1947; Фалалеев, 1982; Алексеев, 1999, и др.). Поражение раком приводит к снижению механической устойчивости деревьев, а при наличии опухолей заметно (в среднем на 12 %) снижается прирост по высоте (Фалалеев, 1982). Образование раковых язв способствует заселению деревьев дереворазрушающими грибами — *Phellinus hartigii* (Alb. et Schnab.) Bond и *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst. (Лебкова, 1970; Фалалеев, 1982, и др.). Одновременно происходит снижение устойчивости к другим стрессам и, в конечном итоге, усиление отпада пихты. Кроме того, у больных деревьев замедляются процессы роста и созревания женских шишек, их размеры и семенная продуктивность, изменяется структура кроны (Бажина, Аминев, Дугарова, 2002; Третьякова, Косинов, 2003). Ранее (Тараканов и др., 1987; Третьякова, Бажина, 1995, 1999) было показано, что габитус деревьев, метамерная изменчивость их органов и жизнеспособность пыльцы отражают влияние экологических условий произрастания и дают первые приближенные оценки эколого-генетических эффектов.

Цель наших исследований заключалась в изучении влияния ржавчинного рака на изменчивость морфологических признаков побегов и жизнеспособность пыльцы пихты сибирской, а также обеспеченности пыльцевых зерен жизненно необходимыми веществами.

Материал и методика

Исследования проводились в 2002 и 2003 гг. в среднегорье Восточного Саяна, на территории заповедника «Столбы». Объектами исследований являлись здоровые и пораженные ржавчинным раком деревья пихты сибирской. Было заложено 4 пробных площади (п/п): № 1 и 2 — на высоте 440—520 м над ур. м. (долины рек Лалетина и Б. Сынжул), № 3 и 4 — на высоте 630—680 м над ур. м. (в верховьях р. Калтат).

Определение состояния деревьев проводилось по визуальным признакам (наличие «ведьминых метел», раковых язв и опухолей). Характеристика деревьев по пробным площадям представлена в табл. 1. Для оценки влияния ржавчинного рака на пихту сибирскую на каждой пробной площади с 30 деревьев в возрасте 90—250 лет собиралось по 25—30 разнополых побегов последних 5 (женских)—10 (мужских и вегетативных) лет, а также пыльца. Анализ морфологических параметров побегов проводился по следующим показателям: длина, диаметр, охвоенность, а также длина, ширина и масса воздушно-сухой хвои. Учет показателей побегов и хвои проводился с каждого дерева (отдельно за каждый год), затем данные усреднялись. Жизнеспособность пыльцы определялась проращиванием на 15%-м растворе сахарозы при температуре 26 °С. Через 5—7 дней учитывали число проросших пыльцевых зерен (%) и измеряли длину пыльцевых трубок (мкм). Кроме того, определялись размеры пыльцевых зерен и их обеспеченность жизненно необходимыми и физиологически активными веществами, которая оценивалась по гистохимическим реакциям. Определялось содержание жиров, свободных аминокислот, крахмала, пероксидазы (Molish, 1923; Пирс, 1962; Поддубная-Арнольди, 1964). Математическая обработка данных проводилась с использованием пакета анализа EXCEL 2000.

Результаты и обсуждение

Встречаемость ржавчинного рака пихты на обследованной территории довольно высокая. Она составляла от 21.4 (п/п № 1) до 71.4 % (п/п № 2) (табл. 1). При этом «ведьмины метлы» располагались, как правило, в нижней и средней частях кроны и только у 23.3 % обследованных деревьев наблюдалось их образование в верхней части кроны, в женском генеративном ярусе. Как правило, у пораженных деревьев не наблюдается нарушений морфоструктуры кроны (сохраняется узкопирамидальная форма кроны, строгое апикальное доминирование и плагиотропизм ветвей), и только в случае крайне высокой степени поражения (8 и более образований «ведьминых метел» на дерево) плагиотропизм ветвей меняется на положительный геотропизм.

Сведения о встречаемости ржавчинного рака у пихты сибирской довольно противоречивы. Установлено, что в равнинных лесах в различных лесорастительных условиях она не превышает 8 % (Фалалеев, 1982). Отмечено, что в лесах Западного Саяна зараженность раком повышается с увеличением высоты над уровнем моря (Лебкова, 1970). Представленные выше данные свидетельствуют о широкой распространенности заболевания в горах Восточного Саяна. Можно предположить, что крайне высокая встречаемость рака на п/п № 2 обусловлена ослаблением деревьев воздушным загрязнением, так как эта пробная площадь расположена непосредственно на границе заповедника с крупным промышленным центром — г. Красноярск. Ранее показано также, что низкие дозы поллютантов стимулируют рост ржавчинных грибов (Gryzywacz, Wazny, 1973).

Характеристика побегов и хвои.[1] Поражение деревьев пихты ржавчинным раком отрицательно влияет на прирост побегов и хвои (табл. 2). У больных деревьев наблюдалось уменьшение диаметра женских побегов (на 11.9 %), а также охвоенности мужских и вегетативных побегов (11.3 и 13.6 % соответственно). Другие морфометрические показатели побегов изменялись менее значительно — от 1.1 до 6.2 % (длина вегетативных и мужских побегов соответственно). В то же время диаметр ве-

[1] Биометрические характеристики побегов и хвои, как и жизнеспособность пыльцы пихты сибирской, зависят от абсолютной высоты произрастания древостоев (Бажина, 2001). Для исключения влияния этого фактора ниже представлены данные, полученные на пробных площадях № 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика деревьев и встречаемость ржавчинного рака пихты сибирской по пробным площадям

Пробные площади	Тип леса	Характеристика деревьев					Встречаемость пораженных раком деревьев, %	
		возраст, лет	высота, м	диаметр на 1.3 м, см	угол прикрепления ветки, град.		с раковыми опухолями	с ведьмиными метлами
					нижней	средней		
1. Долина р. Лалетина	Осинник разнотравный с примесью пихты	149 ± 22.6	16 ± 1.1	29 ± 1.9	108 ± 3.1	95 ± 2.2	14.2	7.2
2. Долина р. Б. Сынжул	Пихтарник крупнотравный	147 ± 3.4	19 ± 1.2	30 ± 1.9	112 ± 3.0	96 ± 1.8	21.2	50.2
3. Верховья р. Калтат: юго-западный склон	Пихтарник разнотравно-зеленомошно-вейниковый	145 ± 2.9	19 ± 1.2	29 ± 1.4	112 ± 2.6	95 ± 2.2	17.3	13.6
4. Верховья р. Калтат: северо-западный склон	Пихтарник разнотравно-вейниковый	149 ± 22.6	16 ± 1.1	29 ± 1.9	112 ± 2.8	98 ± 1.0	16.2	15.2

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика побегов и хвои здоровых и пораженных раком деревьев пихты сибирской

Состояние деревьев	Побеги	Побеги			Хвоя		
		длина, мм	ширина, мм	число хвоинок на 10 см побега, шт.	длина, мм	ширина, мм	масса 100 штук хвоинок, г
Здоровые	Женские	46.5 ± 2.00	4.2 ± 0.40	206 ± 21.8	20.6 ± 0.80	1.7 ± 0.18	412.5 ± 21.50
	Мужские	40.6 ± 1.53	3.0 ± 0.31	248 ± 21.5	23.0 ± 0.35	1.8 ± 0.15	596.3 ± 81.30
	Вегетативные	44.4 ± 2.30	2.2 ± 0.08	220 ± 6.6	22.0 ± 0.95	1.2 ± 0.02	431.0 ± 25.80
Больные	Женские	43.7 ± 3.63	3.7 ± 0.43	201 ± 12.6	18.5 ± 1.35	1.2 ± 0.06	463.5 ± 26.23
	Мужские	38.1 ± 2.30	2.9 ± 0.21	220 ± 6.6	19.3 ± 0.81	1.1 ± 0.06	532.3 ± 31.07
	Вегетативные	44.9 ± 2.14	2.4 ± 0.22	190 ± 12.5	22.4 ± 1.04	1.2 ± 0.06	479.1 ± 26.03

гетативных побегов у пораженных деревьев, напротив, увеличился — на 8.3 %. Побеги собственно «ведьминой метлы» в среднем на 25.2 % короче и на 52.0 % больше по диаметру, чем вегетативные, что свидетельствует о нарушении процессов их морфогенеза. Биометрические показатели хвои, формирующейся на генеративных побегах у пораженных деревьев пихты сибирской, также уменьшаются: длина — на 12.9 %, ширина — на 34.2 %, масса — на 10.9 %. Вместе с тем показатели хвои вегетативных побегов (за исключением охвоенности) практически не изменяются, а иногда и имеют тенденцию к увеличению. Хвоя побегов «ведьминых метел» значительно короче и толще, а также имеет меньшую массу, чем хвоя обычных побегов.

Жизнеспособность пыльцы. Пыльца пихты сибирской 4-клеточная. По мнению Т. П. Некрасовой и А. П. Рябинкова (1978), в годы с благоприятными погодными условиями в пыльцевых зернах пихты сибирской успевает пройти четвертое деление с образованием стебельковой и базальной клеток. Однако за многолетний период наших исследований (1992—2003 гг.) 4 делений не наблюдалось. Сведений о влиянии ржавчинного рака на качество пыльцы пораженных деревьев практически нет. Известно, что поражение ржавчинными грибами затрудняет рассеивание пыльцы у *Abies balsamea* (L.) Mill. (Duke, 1983).

Для исследованных нами деревьев пихты сибирской характерна высокая вариабельность показателей жизнеспособности пыльцевых зерен. Ржавчинный рак оказывает негативное влияние на качество пыльцы. При этом у деревьев различного состояния наиболее значительно варьируют показатели жизнеспособности пыльцы, тогда как размеры пыльцевых зерен достоверно не различаются (табл. 3). Показатели прорастания и длины пыльцевых трубок у пыльцы здоровых деревьев были стабильно высокими. У пораженных раком деревьев прорастание пыльцы в разные годы уменьшилось у отдельных деревьев на 5.1—18.0 %, средняя длина пыльцевых трубок — на 25.8—29.4 %. Такое уменьшение длины пыльцевых трубок близко к критическому. Ранее установлено, что пробы пыльцы пихты сибирской, у которых при проращивании на искусственных средах длина пыльцевой трубки не превышает 60—80 % мкм, т. е. длины тела пыльцевого зерна, следует считать нежизнеспособными (Третьякова, Бажина, 1994).

Для зрелой пыльцы хвойных характерно наличие разнообразных питательных веществ, окислительно-восстановительных ферментов, физиологически активных соединений (Размологов, Цингер, 1972; Минина, Ларионова, 1979). Пыльцевые зерна пихты сибирской содержат гиббереллины, ауксины, фенольные соединения, сво-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика жизнеспособности пыльцы здоровых и пораженных раком деревьев

Средние показатели	Здоровые деревья		Больные деревья	
	Годы		Годы	
	2002	2003	2002	2003
Размеры тела пыльцевых зерен, мкм:				
длина	72 ± 1.1	68 ± 1.0	63 ± 1.4	39 ± 0.9
высота	75 ± 2.1	77 ± 3.5	67 ± 1.5	55 ± 0.6
Размеры пыльцевых мешков, мкм:				
длина	47 ± 0.8	43 ± 1.0	76 ± 2.7	46 ± 0.9
высота	62 ± 0.7	60 ± 1.0	77 ± 1.2	62 ± 0.9
Число проросших пыльцевых зерен, %	70.5	82.4	66.9	67.6
Длина пыльцевых трубок, мкм	115.8 ± 4.93	125.2 ± 2.08	81.8 ± 3.80	92.9 ± 5.75

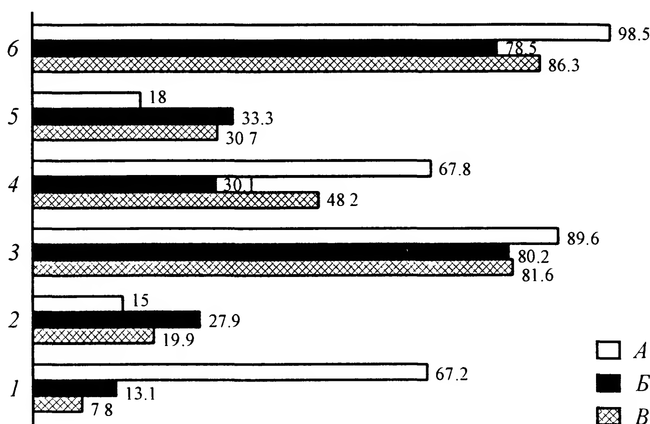
бодные аминокислоты, растворимые углеводы (Бажина, Кудашова, 2003; Третьякова и др., 2003). На первых этапах развития прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок происходят за счет питательных веществ пыльцевого зерна, и, следовательно, способность пыльцевых зерен к прорастанию у большинства деревьев находится в тесной зависимости от их физиологического и биохимического состава.

Исследования показали наличие в пыльцевых зернах пихты сибирской углеводов, однако реакция на крахмал была отрицательной как у пораженных, так и у здоровых деревьев. При окрашивании пыльцевых зерен на другие соединения наблюдалась значительная гетерогенность их состава (см. рисунок).

Реакция на пероксидазу как в 2002 г., так и в 2003 г., была более высокая у здоровых деревьев. В то же время у пораженных деревьев более 50 % пыльцевых зерен вообще не окрашивались. Содержание жиров в пыльце относительно низкое как у здоровых, так и у больных деревьев, что свидетельствует об их способности к прорастанию. При этом у пораженных деревьев окрашивалось почти в 2 раза больше пыльцевых зерен, т. е. потенциальная возможность прорасти у них ниже, чем у здоровых. Реакция на свободные аминокислоты у пыльцы рассматриваемых деревьев в целом довольно высокая. Необходимо отметить, что у морфологически здоровых деревьев в среднем 83.4 (в 2002 г.) и 95.7 % (в 2003 г.) пыльцевых зерен имели интенсивное окрашивание. У пораженных деревьев количество интенсивно окрашенных зерен резко, в 4—6 раз, уменьшалось. При этом амплитуда колебаний по наличию свободных аминокислот у больных деревьев была чрезвычайно высокой (у отдельных деревьев положительную реакцию давали от 2.0 до 84.3 % пыльцевых зерен).

В целом можно отметить, что в пробах пыльцы деревьев, пораженных ржавчинным раком и имеющих пониженную жизнеспособность пыльцевых зерен, меньше запасных питательных веществ и физиологически активных соединений, а варьирование их состава больше, чем у здоровых деревьев.

Паразитные грибы влияют на все жизненные функции пораженного растения, приводят к потерям древесины и снижению продуктивности (Купревич, 1947; Engesser et al., 2000; Wood et al., 2000). Ухудшение жизненного состояния деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком, несомненно, ведет к ухудшению качества пыльцы, продуцируемой такими деревьями.



Содержание веществ в пыльце пихты сибирской

2002 г.: *1* — пероксидаза, *2* — жиры, *3* — свободные аминокислоты; 2003 г.: *4* — пероксидаза, *5* — жиры, *6* — свободные аминокислоты. *А* — здоровые деревья, *Б* — деревья, пораженные ржавчинным раком в долине р. Лалетина, *В* — деревья, пораженные ржавчинным раком в долине р. Б. Сынжул. Цифрами показано число пыльцевых зерен, давших положительную реакцию на данное соединение (доля от общего числа проанализированных, %).

Выводы

Встречаемость ржавчинного рака пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна очень высокая. Поражение деревьев этой болезнью приводит к уменьшению биометрических показателей побегов и хвои. Жизнеспособность пыльцы падает, запасных питательных веществ и физиологически активных соединений содержится меньше.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность А. В. Кнорре за возможность проведения исследований на территории заповедника «Столбы», сотрудникам заповедника В. В. Кожечкину и А. Т. Дутбаевой за помощь в сборе образцов. Особую признательность хотелось бы выразить П. И. Аминеву за всестороннюю помощь в работе и обсуждение результатов исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49719) и Красноярского краевого фонда науки (грант № 10F0023C), а также СО РАН (интеграционный проект № 145, программа РАН 12.1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В. А. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету. СПб., 1999. 31 с.

Алексеев В. А., Шабунин Д. А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике. СПб., 2000. 29 с.

Бажина Е. В. Изменения морфоструктуры кроны деревьев пихты сибирской под влиянием стресса // Химико-лесной комплекс — проблемы и решения: Сб. по матер. Всерос. науч.-практич. конф. Красноярск, 2001 С. 15—18.

Бажина Е. В., Третьякова И. Н. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 6. С. 626—631.

Бажина Е. В., Аминев П. И., Дугарова И. Ю. Особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // Химико-лесной комплекс — проблемы и решения: Сб. по матер. конф. Красноярск, 2002. Т. 1. С. 279—282.

Бажина Е. В., Кудашова Ф. Н. Содержание свободных аминокислот, углеводов и фенольных соединений в пыльце пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна // Тез. докл. V съезда Об-ва физиологов растений России (Пенза, 15—21 сентября 2003 г.) Пенза, 2003. С. 244.

Купревич В. Ф. Физиология больного растения. Л., 1947. 300 с.

Лебкова Г. Н. Melampsorella cerastii Winter на пихте сибирской в Западном Саяне // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1. С. 175—178.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 169 с.

Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1978. 150 с.

Пирс Э. Гистохимия (теоретическая и прикладная). М., 1962. 365 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.

Размологов В. П., Цингер Н. В. Гистохимическая характеристика физиологической эволюции пыльцы *Gymnospermae* // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 198—212.

Тараканов В. В., Агафонов Г. М., Максимов В. В., Ситников Л. Г. Количественная характеристика степени охвоения ветвей у пихты сибирской в зоне промышленного загрязнения (Южное Прибайкалье) // Охрана и воспроизводство животных в Прибайкалье. Иркутск, 1987. С. 3—8.

Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1994. № 6. С. 20—28.

Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Сер. биол. 1995. № 6. С. 685—692.

Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. 1999. № 4. С. 30—38.

Третьякова И. Н., Косинов Д. А. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком Гартига и «ведьминой метлой» // Лесоведение. 2003. № 5. С. 65 —68.

Третьякова И. Н., Ларионова Н. А., Бажина Е. В. Жизнеспособность и содержание фитогормонов в пыльце пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Лесоведение. 2003. № 4. С. 36—41.

Фалалеев Э. Н. Пихта. М., 1982. 85 с.

Duke J. A. Handbook of energy crops. 1983. Unpublished, see in Phillips D. H., Buderkin D. A. Diseases of forest and ornamental trees. Hong Kong, 1985. 345 p.

Engesser R., Forster B., Odematt O. // Wald und Holz. 2000. Vol. 81. N 4. P. 51—54.

Gryzywacz A., Wazny J. The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland // Eur. J. For. Path. 1973. Vol. 3. P. 129—141.

Molish H. Microchemie der Pflanze. Jena, 1923. 163 S.

Wood A. J. et al. Predicted impacts of hard pine stem rusts on longepine dominated stands in central British Columbia // Can. J. Forest Res. 2000. N 3. P. 476—481.

SUMMARY

The rust canker (the pathogen *Melampsorella cerastii* Wint.) was studied in fir (*Abies sibirica* Ledeb.) stands in the East Sayan middle mountains. The rust canker occurrence varies from 21.4 to 71.4 % in different forest conditions. There exists a tendency for growth of male and female shoots and needles to be decreased. The viability of pollen in damaged trees is reduced. The accumulation of reserve nutritious and bioactive substances decreases in damaged trees. The expansion of canker of fir on background of stress conditions in the Southern Siberia mountains (Bazhina, Tretyakova, 2001) may result in difficulties with fir reforestation.

УДК 581.524 : 581.55 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ. 1. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ФОРМИРУЕМЫХ ДРЕВОСТОЕМ, НА ВИДЫ МОХОВОГО И ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСОВ

E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN PLANT SPECIES IN BOGGY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA. 1. INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS FORMED BY TREE STAND ON MOSS AND HERB-DWARF-SHRUB LAYERS

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./Факс (812) 328-14-72
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru
Поступила 15.12.2004

Исследовано влияние факторов среды, формируемых древостоем, на распределение видов мохового и травяно-кустарничкового ярусов в заболоченных сосновых лесах. Выявлено, что около 50 % варьирования проективного покрытия видов определяется экологическими факторами. Для большинства видов растений наиболее важным влияющим фактором является увлажнение.

Ключевые слова: взаимоотношения, экологические факторы, заболоченные сосняки.

В лесных экосистемах основные абиотические факторы, влияющие на растительность травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, в значительной степени формируются древостоем. Исследуя влияние этих факторов на различ-

ные виды мхов, трав и кустарничков, можно выяснить, что определяет характер взаимоотношений между видами — их экологические особенности или же взаимодействия между ними. Это и является предметом исследования в данной работе. Изучение взаимоотношений видов — важная задача, поскольку они во многом определяют состав, строение и динамику растительных сообществ. Взаимоотношения видов в заболоченных сосняках на настоящее время мало изучены.

Их исследованиям посвящены, кроме представленной работы, еще 2 статьи, которые затрагивают взаимоотношения видов мохового и травяно-кустарничкового ярусов (альтернативная и количественная изменчивость). Соотношение видов растений оценивалось проективным покрытием. Ранее нами опубликованы результаты изучения взаимоотношений видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune*[1] на уровне особей по следующим параметрам: длина зеленой части стебля, диаметр головки стебля, число ветвлений стебля (Журавлева, Ипатов, 2003).

Материал и методика

Исследования проводились в пределах Ленинградской обл. и Южной Карелии. Изучались сосняки чернично-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые на 10 участках.

Сосняки разновозрастные, возраст деревьев — от 40 до 200 лет, высота — 12—20 м, средняя длина окружности ствола на уровне груди — 68 см. Сомкнутость древесного полога — 0.5—0.8, средняя сквозистость полога — от 50 до 65 %. Моховой покров образует сплошной ковер, среднее проективное покрытие мхов составляет 77 %. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется от полного его отсутствия до 85 % (максимум), среднее значение — 30 %. Для каждого участка сделано полное геоботаническое описание. Растительность напочвенного покрова на исследованных площадках представлена 52 видами, в том числе 18 видами мхов и 2 — кустистых лишайников. В данной работе нами рассматривались виды со встречаемостью более 0.1.

На каждом участке закладывались сплошные трансекты из площадок 0.1 м^2 таким образом, чтобы они пересекали все элементы микрорельефа и пятна напочвенного покрова. Всего учтено 2700 площадок. На каждой площадке определялось проективное покрытие мхов, трав и кустарничков, измерялась освещенность с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1979), указывались относительная высота микрорельефа и длина окружности ствола деревьев, определялась плотность корневой сетки с помощью протыкания почвы спицей и делались почвенные прикопки с описанием почвенных горизонтов в каждом пятне напочвенного покрова. В результате мы получили 5 параметров, отражающих влияние древостоя на растительность нижних ярусов: сквозистость древесного полога, сквозистость полога в зените, относительная высота микрорельефа, окружность ствола деревьев и насыщенность почвы корнями. Сквозистость определялась на высоте 30 см по 6 направлениям, вычислялась средняя сквозистость. Таким образом, мы получили 2 показателя — сквозистость средняя и в зените для 2500 площадок (оставшиеся 200 площадок относятся к двум дополнительным трансектам, на которых сквозистость полога не измерялась). Высота микрорельефа определялась относительно преобладающей «фоновой» поверхности участка. Все микроповышения относительно

[1] Латинские названия видов сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову, 1995; мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой, 1998.

этого условного нулевого уровня получали знак «+», а понижения — знак «–». Насыщенность почвы корнями растений определялась путем протыкания почвы спицей (100 протыканий на площадку) на глубину до 50 см. Число случаев, когда спица натыкалась на корень, выражалось в процентах. Эти параметры определялись для каждой из 2700 площадок. Для площадок, примыкающих непосредственно к стволу дерева, указывалась длина его окружности (339 измерений). Площадки, расположенные вблизи деревьев, не охваченных трансектой, не учитывались.

Исходные данные обрабатывались статистически. Для всех видов подсчитана встречаемость (в долях от единицы). Построены распределения частот значений всех исследованных параметров (сквозистость, средняя и в зените, насыщенность почвы корнями, относительная высота микрорельефа, окружность ствола дерева, проективное покрытие вида — для видов со встречаемостью более 0.5). Использован коэффициент линейной корреляции — R. Для оценки сопряженности использован коэффициент Дайса (Василевич, 1969):

$$\mathrm{DAB} = a/(a + c); \quad \mathrm{DBA} = a/(a + b),$$

где a — число встреч на площадках вида A и B; $(a + c)$ — число встреч вида A на всех учетных площадках; $(a + b)$ — число встреч вида B на всех учетных площадках. DAB отражает связь по встречаемости вида A с B; DBA, наоборот, вида B с A. При этом встречаемость вида A всегда больше, чем вида B.

Для расчета пересечения экологических амплитуд видов по увлажнению использована шкала Л. Г. Раменского с соавт. (1956):

$$\text{ПAB} = a'/(a' + c'); \quad \text{ПBA} = a'/(a' + b'),$$

где a' — число ступеней увлажнения (для градации «обильно»), при которых амплитуды видов пересекаются, $(a' + c')$ и $(a' + b')$ — число ступеней амплитуд видов A и B соответственно. Соотношение перекрытия встречаемостей (D) и перекрытия амплитуд (П) является предметом анализа.

Сила влияния факторов среды оценивалась квадратом корреляционного отношения — η^2 (Плохинский, 1961). Сила влияния видов друг на друга также оценивалась η^2AB и η^2BA. В парах видов AB и BA второй по порядку вид является влияющим. При расчете η^2 площадки, на которых данный вид отсутствует, не рассматривались. Знак (положительное влияние или отрицательное) определялся по тренду регрессии. Линии регрессии характеризуются следующими знаками тренда регрессии: «+» и «–» соответствуют прямолинейной регрессии, «+–» и «–+» соответствуют криволинейной регрессии, знак тренда изменяется. Причем «+» означает, что при увеличении воздействующего фактора значения проектного покрытия вида возрастают, а «–» означает, что снижаются.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 и 2 приведены распределения значений частот исследуемых показателей. Значения параметров, рассматриваемых нами как влияющие на виды (табл. 1), представлены широким диапазоном. Это позволяет надеяться выявить их достаточно полное влияние на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов. Сравнение полученных распределений с соответствующими им случайными распреде-

ТАБЛИЦА 1

Распределение значений частот (*f*) исследованных факторов, рассматриваемых как влияющие на травяно-кустарничковый и моховой покровы

Факторы									
сквозистость		сквозистость в зените		относительная высота микрорельефа		плотность корневой сетки		длина окружности ствола дерева	
середина класса, %	*f*	середина класса, %	*f*	середина класса, см	*f*	середина класса, %	*f*	середина класса, см	*f*
28	4	10	7	−15	4	0	1253	15	2
35	59	15	11	−8	20	10	475	25	5
45	223	25	26	−3	143	20	232	35	19
55	739	35	62	2	955	30	200	45	24
65	1259	45	186	7	594	40	78	55	59
75	211	55	344	12	487	50	158	65	77
80	6	65	1310	17	269	60	48	75	51
—	—	75	417	22	154	70	59	85	46
—	—	85	124	27	37	80	92	95	30
—	—	95	14	32	32	90	32	105	17
—	—	—	—	45	6	100	74	115	7
—	—	—	—	—	—	—	—	125	2
Амплитуда параметра 28—80	Всего 2500	Амплитуда параметра 10—100	Всего 2500	Амплитуда параметра −15—48	Всего 2700	Амплитуда параметра 0—100	Всего 2700	Амплитуда параметра 15—125	Всего 339

лениями Пирсона (Митропольский, 1971) показало, что они не отличаются от случайных распределений.

Распределения значений проективных покрытий видов имеют различный характер (табл. 2). У трав и кустарничков (кроме *Vaccinium myrtillus*) они не отличаются от случайных. У *V. myrtillus* и всех видов мхов распределения деформированы — имеют 2 моды. Проверка методом отношений частот (Ипатов, 1969) показала, что деформации достоверны, распределения образованы двумя совокупностями с низкими и высокими значениями проективного покрытия. Возникновение двух совокупностей у *V. myrtillus* вызвано, вероятно, существованием клонов, внутри которых проективное покрытие больше среднего. Ранее нами было показано, что в сомкнутой куртине мха с преобладанием одного вида возникает эффект самоблагоприятствования, по-видимому, в результате поддержания на определенном уровне влажности мохового ковра (Журавлева, Ипатов, 2003). Вообще явление самоблагоприятствования было показано В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1989) в плотных синузиях. Судя по кривым распределения у мхов, самоблагоприятствование начинает проявляться при 50—60 % проективного покрытия вида. Таким образом, возникают 2 однородные совокупности — с проективным покрытием менее 50—60 %, где эффект самоблагоприятствования не проявляется, и более 50—60 %, где он имеет место.

При анализе влияния на виды экологических факторов (прямо или косвенно формируемых древостоем) необходимо иметь представление о том, какие факторы среды отражают изученные параметры древостоя и насколько они связаны между собой. Параметры древостоя можно разделить на 2 группы по наличию связей между ними: сквозистость и сквозистость в зените (1) и высота микрорельефа, длина окружности ствола дерева и насыщенность почвы корнями (2). У параметров разных групп связи отсутствуют (табл. 3), они независимы. Внутри групп имеется сов-

ТАБЛИЦА 2

Распределение частот проективного покрытия видов со встречаемостью более 2 %

Встречаемость	Виды	Частота (*f*) при проективном покрытии, %										Число площадок (N)
		10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
0.49	*Sphagnum capillifolium*	417	104	94	55	**53**	77	110	163	228	18	1319
0.48	*Vaccinium myrtillus*	325	223	296	222	90	**78**	52	13	1	0	1300
0.47	*V. vitis-idaea*	736	266	161	63	19	11	16	2	0	0	1274
0.39	*Sphagnum angustifolium*	390	78	114	64	**70**	89	79	76	95	6	1061
0.36	*Carex globularis*	956	23	2	1	1	1	1	0	0	0	985
0.36	*Eriophorum vaginatum*	890	34	19	6	5	3	5	3	1	0	966
0.36	*Polytrichum commune*	388	101	90	66	43	**32**	90	86	64	2	962
0.35	*Rubus chamaemorus*	607	207	92	40	5	2	0	1	0	0	954
0.32	*Pleurozium schreberi*	296	89	86	67	**50**	61	68	85	55	3	860
0.30	*Oxycoccus palustris*	818	0	1	0	0	0	1	0	0	0	820
0.22	*Sphagnum russowii*	302	102	69	**21**	21	21	17	20	20	3	596
0.21	*S. magellanicum*	196	51	90	**29**	37	44	52	25	13	0	537
0.19	*Vaccinium uliginosum*	248	127	83	36	15	5	2	0	0	0	516
0.17	*Empetrum nigrum*	406	41	11	2	0	0	0	0	0	0	460
0.16	*Sphagnum girgensohnii*	185	29	34	**19**	28	38	65	27	13	0	438
0.13	*Melampyrum pratense*	341	0	0	0	0	0	0	0	0	0	341
0.13	*Ledum palustre*	269	40	18	11	1	0	0	0	0	0	339
0.12	*Dicranum polysetum*	192	43	43	18	17	9	1	1	0	0	324
0.08	*Chamaedaphne calyculata*	218	3	2	0	0	0	0	0	0	0	223
0.07	*Sphagnum centrale*	74	14	25	**9**	8	7	17	18	6	0	178
0.06	*Carex nigra*	141	14	6	4	1	0	0	0	0	0	166
0.06	*Juncus filiformis*	138	6	8	0	0	1	3	1	0	0	157
0.06	*Carex canescens*	115	12	8	6	5	0	1	3	0	0	150
0.04	*Aulacomnium palustre*	108	4	3	1	0	0	0	0	0	0	116
0.04	*Calluna vulgaris*	46	23	15	4	1	0	0	0	0	0	115
0.04	*Andromeda polifolia*	107	0	0	0	0	0	0	0	0	0	107
0.03	*Avenella flexuosa*	79	1	0	0	0	0	0	0	0	0	80
0.02	*Trientalis europaea*	54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54
0.02	*Dicranum scoparium*	39	6	0	4	0	1	0	1	3	0	54
0.36	Все зеленые мхи	301	117	99	81	**55**	67	74	114	77	8	993
0.86	Все сфагновые мхи	297	123	150	**100**	124	143	200	319	644	243	2343

Примечание. Жирным шрифтом выделена частота, разбивающая распределение на 2 однородные совокупности.

ТАБЛИЦА 3

Связь между факторами (R^2)

Факторы	Сквозистость в зените	Относительная высота микрорельефа	Длина окружности дерева	Насыщенность почвы корнями
Сквозистость	(+)0.26	<0.01	<0.01	<0.01
Сквозистость в зените		0	<0.01	<0.01
Относительная высота микрорельефа			(+)0.30	(+)0.39
Длина окружности дерева				(+)0.42

Примечание. R^2 — коэффициент детерминации; (+) — знак коэффициента линейной корреляции R.

местное варьирование. Однако знак связи (R) видов с этими параметрами в значительном проценте случаев не совпадает: по сквозистости и сквозистости в зените в 33 % случаев, по остальным параметрам (по насыщенности почвы корнями и длине окружности дерева, насыщенности почвы корнями и высоте микрорельефа, длине окружности ствола и высоте микрорельефа) — в 10—12 % случаев. Более того, знак тренда регрессии не совпадает в 39—53 % случаев. Это позволяет нам рассматривать данные параметры как относительно независимые. Кроме того, они имеют различную экологическую интерпретацию.

Сквозистость влияет на световой поток, проникающий под полог крон, на температурный режим, влажность воздуха (Ипатов и др., 1979). Чем больше сквозистость полога древостоя, тем больше света проникает к данной площадке, выше средние дневные температуры и ниже влажность воздуха.

От сквозистости в зените зависит количество осадков и опада, попадающих на площадку и частично световой поток (Кирикова, 2001), частично, так как световой поток приходит из всей небесной полусферы и зависит от средней сквозистости. Зависимость средней сквозистости и сквозистости в зените возникает по методической причине — в расчет средней в качестве одного из слагаемых входит сквозистость в зените.

Размер пристволовых повышений соответствует длине и толщине крупных корней. Чем больше микроповышение, тем лучше условия для роста дерева — дренированность и прогреваемость почвы (Маркова, 1999), больше окружность ствола. В условиях избыточного увлажнения корни дерева растут в стороны от корневой шейки и немного вверх (Солоневич, 1971), тем самым увеличивая размеры микроповышения. Таким образом, возникает корнеобитаемый слой, не затопляемый при высоком стоянии воды. Благодаря этому создаются условия для активной аэрации подстилки и мохового ковра. У деревьев, развивающихся в условиях периодического подтопления верхнего слоя почвы, развитие корней ограничено (Маркова, 1999), приствольные повышения могут быть слабо выражены, подстилка не зависает, но дренаж все равно имеет место. С увеличением окружности ствола и, следовательно, размера приствольных повышений уменьшается увлажнение при высоком стоянии воды, улучшается аэрация и, как следствие, может ускоряться разложение опада, возрастать плодородие подстилки.

С увеличением насыщенности почвы корнями улучшаются дренаж и аэрация, меняется режим увлажнения. Зависание подстилки и мохового ковра на корнях и влияние этого явления на увлажнение было установлено В. С. Ипатовым и С. Г. Аверинцевой (1966). В отличие от параметра «длина окружности ствола дерева», отражающего наличие наиболее крупных корней, при определении насыщенности почвы корнями учитываются не только крупные, но и мелкие корни деревьев, а также крупные корни кустарничков и погребенный валеж.

Таким образом, перечисленные параметры мы соотносим со следующими факторами среды: сквозистость квалифицируется как освещенность; сквозистость в зените — опад и дождевые осадки; в совокупности насыщенность почвы корнями, окружность дерева и относительная высота микрорельефа — как уровень увлажнения, а окружность дерева еще и как показатель плодородия подстилки. В табл. 4 приведены данные о влиянии факторов среды на виды мохового и травяно-кустарничкового покрова.

Кроме силы влияния (η^2), мы использовали показатель варьирования признака (ν), полученный после элиминации доли варьирования, которая могла быть вызвана другим фактором, связанным с первым. η^2 представляет собой долю варьирования признака в результате влияния данного фактора. Ее мы выражаем в % (а):

ТАБЛИЦА 4

Влияние факторов среды на распределение видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов

Встречаемость	Виды	Сквозистость			Сквозистость в зените			Влажность										$\Sigma\nu_В$	$\Sigma\nu$
								насыщенность почвы корнями			относительная высота микрорельефа			длина окружности ствола дерева					
		ν	η^2	знак	ν	η^2	знак	ν	η^2	знак	ν	η^2	знак	встр.	ν	η^2	знак		
0.32	*Pleurozium schreberi*	7	0.10	+−	4	0.05	+−	12	0.35	+	11	0.26	+	0.78	15	0.37	+	39	50
0.12	*Dicranum polysetum*	11	0.15	+−	5	0.07	+−	3	0.08	+	7	0.16	+−	0.17	22	x	+−	32	48
0.04	*Aulacomnium palustre*	31	0.42	+−	11	x	~	10	x	~	17	x	+−	0.11	28	x	+		
0.02	*Dicranum scoparium*	31	x	~	16	0.22	~	4	x	~	7	x	−	0.05	37	x	−		
0.39	Зеленые мхи	9	0.09	+−	4	0.04	+−	11	0.31	+	10	0.24	+	0.81	15	0.37	+	36	48
0.49	*Sphagnum capillifolium*	5	0.07	~	4	0.06	~	1	0.04	−	3	0.08	+−	0.24	21	0.52	−	57	66
0.39	*S. angustifolium*	10	0.14	+	7	0.09	+	1	0.04	−	4	0.10	−	0.24	21	0.51	−	27	44
0.22	*S. russowii*	12	0.16	−	5	0.07	−+	2	0.06	−	6	0.13	−	0.11	29	0.72	−	37	54
0.20	*S. magellanicum*	13	0.18	+−	3	0.04	+−	2	0.05	−	1	0.03	+−	0.10	33	0.82	+−	36	53
0.16	*S. girgensohnii*	12	0.16	+	5	0.07	+	4	0.11	−	5	0.12	−	0.07	28	x	+−	37	54
0.07	*S. centrale*	20	0.27	+	7	x	+	1	x	+−	6	x	+	0.03	33	0.82	−	40	68
0.85	Сфагновые мхи	9	0.12	+	4	0.06	~	4	0.10	−	7	0.16	−	0.51	20	0.49	−	30	44
0.36	*Polytrichum commune*	10	0.13	−+	4	0.05	~	2	0.06	−	7	0.10	+−	0.19	22	0.54	−	31	45
0.48	*Vaccinium myrtillus*	6	0.08	~	5	0.07	~	1	0.02	+	3	0.06	~	0.61	19	0.47	+−	22	34
0.47	*V. vitis-idaea*	4	0.05	+−	2	0.03	+−	3	0.09	+−	4	0.10	+	0.60	19	0.47	+−	27	33
0.36	*Carex globularis*	4	0.06	+−	2	x	+−	1	0.02	+	3	0.08	+−	0.42	26	0.64	+	30	36
0.36	*Eriophorum vaginatum*	4	0.06	+	2	x	~	1	0.02	+−	3	0.06	+	0.37	21	0.51	−	24	30
0.35	*Rubus chamaemorus*	12	0.16	+	8	0.11	+−	1	0.02	+−	1	x	~	0.29	16	x	−	18	38
0.30	*Oxycoccus palustris*	4	x	~	2	x	+−	1	0.02	+−	1	0.03	~	0.26	32	0.78	+	34	40
0.19	*Vaccinium uliginosum*	8	0.11	+−	2	x	+−	0	x	~	4	0.09	+	0.20	18	x	+	22	31
0.17	*Empetrum nirgum*	5	0.07	+−	7	0.09	+−	1	x	~	9	0.20	+−	0.19	27	0.67	+	36	48
0.13	*Melampyrum pratense*	10	0.13	+	4	x	+−	1	x	~	3	x	~	0.07	26	x	−		14
0.13	*Ledum palustre*	40	0.54	+	28	0.38	+	1	x	~	10	0.23	+−	0.06	27	x	−		68
0.08	*Chamaedaphne calyculata*	19	0.25	+	6	x	+	2	x	~	6	x	~	0.05	18	x	−		19
0.06	*Carex nigra*	30	0.41	+−	19	0.26	~	1	x	+−	17	0.39	−	<0.01	3	x	~	17	66
0.06	*Juncus filiformis*	48	0.65	+−	33	0.45	+−	0	x	+−	27	0.63	−	<0.01	1	x	~		81
0.06	*Carex canescens*	14	x	+−	13	0.18	−	2	x	−	5	x	−	0.01	4	x	~		27

0.04	*Calluna vulgaris*	26	0.35	+–	9	x	+–	5	0.13	+	13	0.31	+–	0.01	14	x	–	18	44
0.04	*Andromeda polifolia*	11	x	~	2	x	–+	2	x	~	17	0.40	+–	<0.01	2	x	~	17	17
0.03	*Avenella flexuosa*	11	x	+–	6	x	+–	1	x	–	5	x	+–	0.02	8	x	~		
0.02	*Trientalis europaea*	27	0.36	+–	21	x	–+	3	x	~	11	x	~	0.02	7	x	~		27
	Кустарнички и травы	9	0.12		6	0.08		1	0.04		4	0.10			20	0.48		25	40

П р и м е ч а н и е. Знаком «x» отмечены недостоверные значения η^2. Влияния факторов на виды со встречаемостью 0.01 и меньше не выявлено (*Polytrichum strictum, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Ptilium crista-castrensis, Dicranum majus, Pohlia nutans, Sphagnum wulfianum, S. squarrosum, Carex rostrata, Equisetum palustre, E. sylvaticum, Luzula pilosa, Comarum palustre, Orthilia secunda, Oxycoccus microcarpa, Eriophorum latifolium, Calamagrostis neglecta, Maianthemum bifolium, Gymnocarpium dryopteris, Lycopodium clavatum, Pyrola minor, Dactylorhyza maculata*). «+», «–», «+–», «–+» — тренд регрессии; «~» — тренд регрессии не выражен; ν — варьирование, вызванное фактором; Σνв — суммарное варьирование по влажности, Σν — суммарное варьирование.

у *Pleurozium schreberi*, например, по сквозистости она составляет 10 %. Совместное варьирование сквозистости со сквозистостью в зените имеет значение $R^2 = 0.26$. Предположим, что реальное варьирование под влиянием сквозистости должно быть снижено на величину aR^2:

$$\nu\text{скв} = (a - aR^2\text{скв.-скв. зенит}) = a(1 - R^2\text{скв.-скв. зенит}),$$

где скв. — сквозистость полога, а скв. зенит — сквозистость полога в зените:

$$\nu\text{скв} = 10(1 - 0.26) = 7.4.$$

Если исследуемый фактор связан с двумя другими, то исходное варьирование последовательно снижается на долю влияния этих двух факторов. Для фактора насыщенности почвы корнями это выглядит следующим образом:

$$\nu\text{корн.} = (a - aR^2\text{корн. – проф.}) -$$
$$- (a - aR^2\text{корн. – проф.})R^2\text{корн. – окр.} =$$
$$= a(1 - R^2\text{корн. – проф.})(1 - R^2\text{корн. – окр.}),$$

где корн. — насыщенность почвы корнями, проф. — относительная высота микрорельефа, окр. — длина окружности дерева.

В цифровом выражении:

$$\nu\text{корн.} = 35(1 - 39)(1 - 0.42) = 12.4.$$

У нас нет уверенности в полной корректности этой операции, правильнее было бы провести многофакторный дисперсионный анализ, но мы не располагаем необходимым для этого объемом материала.

Полученные результаты позволили выявить следующие закономерности. Наибольшее влияние на проективное покрытие всех видов оказывает сквозистость полога (освещенность) и окружность ствола деревьев (приствольные повышения). Если насыщенность корнями, относительную высоту микрорельефа и длину окружности в совокупности интерпретировать как увлажнение, формируемое древостоем, то основным фактором оказывается увлажнение. Суммарное варьирование проективного покрытия, вызванное всеми исследованными факторами, колеблется от 0.3 до 0.5. Остальное варьирование, очевидно, определяется взаимодействием видов и другими неучтенными факторами.

Отношение видов как к отдельным факторам, так и к их совокупности неодинаково. Рассмотрим реакцию видов по группам. Для зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*,

Dicranum polysetum, *D. scoparium*, *Aulacomnium palustre*) наиболее благоприятны средние значения освещенности (сквозистость), среднее количество осадков и опада (сквозистость в зените). Знак тренда регрессии в этом случае «+–». Но они по-разному реагируют на приствoловые повышения. Для *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium* они наиболее благоприятны, что подтверждают и наблюдения в природе. *D. scoparium* часто встречается вместе с *P. schreberi* на относительно сухих микроместообитаниях. *Dicranum polysetum* примешивается к *P. schreberi* в условиях несколько большей влажности, а *Aulacomnium palustre* часто встречается как примесь в ковре сфагновых мхов. На *P. schreberi* и *D. polysetum* все учтенные факторы оказывают заметное влияние, но решающую роль играет увлажнение. Для *Dicranum scoparium* и *Aulacomnium palustre* наряду с увлажнением большое значение имеет и освещенность.

Сфагновые мхи по-разному реагируют на освещенность. *Sphagnum russowii* предпочитает (имеет большое проективное покрытие) относительно невысокую освещенность (знак тренда сквозистости «–»), тогда как *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii* и *S. centrale* предпочитают бóльшую освещенность (знак тренда сквозистости «+»). Наибольшие проективные покрытия *Sphagnum magellanicum* образуются при средней освещенности. Осадки, проникающие под полог леса, и отсутствие опада (или незначительное его количество) в основном благоприятны для сфагновых мхов. Чаще всего сфагновые мхи избегают приствoловых повышений (тренд регрессии «–»). Однако для *Sphagnum magellanicum* и *S. girgensohnii* благоприятны «склоны» приствoловых повышений (тренд по окружности «+»). В целом для сфагновых мхов, в отличие от зеленых, благоприятны условия с более высокой влажностью.

У *Polytrichum commune* наибольшие покрытия приурочены к относительно низкой и высокой освещенности (знак тренда «–+»), а наименьшие — к средней. Это может быть связано с негативным влиянием на него сфагновых мхов, особенно *Sphagnum magellanicum*, у которого наибольшие покрытия отмечаются при средней освещенности. Требования к увлажнению у этого вида сходны со сфагновыми мхами.

У трав и кустарничков варьирование проективного покрытия под воздействием совокупности исследованных факторов сильно дифференцировано — от 25 до 100 %. По отношению к освещенности (сквозистости) виды неоднородны. *Trientalis europaea* образует наибольшие проективные покрытия при освещенности ниже средней; предпочитают среднюю освещенность *Carex globularis*, *Juncus filiformis*; освещенность выше средней — *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex nigra*; образуют наибольшие проективные покрытия при высокой освещенности *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*. При этом сила влияния освещенности на *Ledum palustre*, *Juncus filiformis*, *Carex nigra*, *Calluna vulgaris*, *Trientalis europaea* имеет высокие значения. Варьирование, вызванное освещенностью, у них больше или такое же, как и вызванное влажностью.

Уровень влияния осадков и опада (сквозистость в зените) на травы и кустарнички примерно такой же, как и на мхи, но несколько меньше, чем уровень влияния освещенности. Исключение составляют *Ledum palustre* и *Juncus filiformis*. На них этот фактор влияет почти так же, как и освещенность, а сумма варьирования под воздействием этих двух факторов значительно выше, чем под влиянием увлажнения, и составляет больше половины всего варьирования.

Роль параметра «насыщенность корнями» мала, видимо, из-за того, что корни трав и кустарничков проникают в горизонт, насыщенный влагой, независимо от плотности корневых систем.

Относительная высота микрорельефа для большинства кустарничков является экологически малоинформативным признаком, так как сплетения их побегов при значительном проективном покрытии служат «каркасом», на котором нарастают мхи и образуются, таким образом, небольшие повышения. *Juncus filiformis* и *Carex nigra* не образуют сплетения побегов и имеют отрицательную связь с высотой микрорельефа. Эти виды тяготеют к более увлажненным пониженным участкам.

По отношению к пристволовым повышениям травы и кустарнички достаточно четко разделяются на виды, предпочитающие пристволовые повышения и соответственно более сухие местообитания (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*), и виды, для которых благоприятны условия с большей влажностью вне пристволовых повышений.

Рассмотрение соотношения влияния освещенности и влажности на варьирование проективного покрытия видов показало, что для таких видов, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus palustris*, *Empetrum nigrum*, *Melampyrum pratense*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris* более мощным фактором является увлажнение, а для *Ledum palustre* и *Juncus filiformis* — освещенность. Для остальных видов из-за низкой их встречаемости на пристволовых повышениях и не вычисленных по этой причине η^2 и ν, это соотношение не установлено.

Таким образом, можно сделать основной вывод, что в заболоченных сосняках варьирование проективного покрытия видов определяется почти в половине случаев (в среднем 44 %) экологическими факторами, которые формирует древостой. Остальное варьирование может быть вызвано взаимодействием видов, случайными причинами и, возможно, некоторыми различиями в экотопах исследованных участков. Наиболее сильно на варьирование напочвенного покрова влияет увлажнение. При этом наибольшую роль играют микро- и мезоповышения, создаваемые корневыми системами и валежом. В меньшей степени на большинство видов влияет освещенность. Для некоторых видов оба фактора равнозначны.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и программы «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., *Волкова Л. А.* Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Журавлева Е. Н., *Ипатов В. С.* Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*) и *Polytrichum commune* (*Polytrichaceae*) в заболоченных сосновых лесах // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 20—27.

Ипатов В. С. Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине // Вестн. ЛГУ. 1969. № 15. С. 43—53.

Ипатов В. С., *Аверинцева С. Г.* Обусловленность произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках // Биол. науки. 1966. № 3. С. 67—69.

Ипатов В. С., *Кирикова Л. А.* Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—22.

Ипатов В. С., *Кирикова Л. А.*, *Бибиков В. П.* Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. Т. 64. 1979. № 11. С. 1615—1624.

Кирикова Л. А. Использование показателя «сквозистость полога древостоя» для оценки экологических условий в лесу // Бот. журн. 2001. № 4. Т. 86. С. 164—165.

Маркова И. А. Пути повышения эффективности лесокультурного производства // Таежные леса на пороге XXI века. Тр. СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 61—71.
Митропольский П. И. Техника статистических вычислений. М., 1971. 576 с.
Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.
Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
Солоневич Н. Г. К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 495—511.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The influence of environmental factors on species distribution of moss and herb-dwarf-shrub layers in boggy pine forests is investigated. It is found out that about 50 % of species cover variation is determined by the ecological factors. The main factor for the most plant species is humidity.

УДК 633.2/3 : 504.062.4 (571.17) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Н. В. Шеремет

СТРУКТУРА КЛЕВЕРОЗЛАКОВОЙ ТРАВОСМЕСИ С УЧАСТИЕМ *FESTUCA ARUNDINACEA* (*POACEAE*) НА СПЛАНИРОВАННЫХ ВСКРЫШНЫХ ОТВАЛАХ В КУЗБАССЕ

N. V. SHEREMET. THE STRUCTURE OF CLOVER-GRASS MIXTURE WITH PARTICIPATION OF *FESTUCA ARUNDINACEA* (*POACEAE*) ON LEVEL OPENCUT SPOIL BANKS IN THE KUZBAS

НИУ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.ru
Поступила 03.06.2003
Окончательный вариант получен 10.06.2004

Приведены результаты 10-летних наблюдений за структурой агрофитоценоза, сформированного с участием интродуцента — овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) — на спланированных вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбасса. Показано, что структура сообщества с ее участием отличается от структуры ранее существовавших на месте отвалов зональных сообществ по ряду параметров: вертикальной и горизонтальной структурам, продуктивности, видовому разнообразию. Овсяница тростниковая является перспективным видом для создания устойчивых высокопродуктивных сообществ в составе клеверо-злаковых травосмесей на спланированных вскрышных отвалах в Кузбассе.
Ключевые слова: структура агрофитоценозов, овсяница тростниковая, рекультивация отвалов, Кузбасс.

Открытая разработка месторождений полезных ископаемых приводит к загрязнению водных ресурсов и ландшафтным изменениям и, в конечном итоге, к разрушению целых экосистем. Все это негативно отражается на здоровье населения и является главной причиной усиления социальной напряженности в районах их добычи. В связи с этим резко возрастает значимость разработки эффективных и экономически выгодных методик ускоренной рекультивации нарушенных ландшафтов, а также выявление и внедрение новых перспективных видов для восстановления нарушенных территорий.

Группой сотрудников Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (Новосибирск) была разработана и внедрена в производство методика, позволяющая создавать высокопродуктивные и устойчивые искусственные сооб-

щества. Проведенные исследования имеют большое практическое значение, так как являются основой новой биотехнологии восстановления земель, нарушенных при открытом способе добычи угля в Кузбассе, когда посевы производятся прямо на спланированную поверхность отвала без нанесения водоупорного и плодородного слоев почвы, без внесения минеральных и органических удобрений, как это рекомендуется ГОСТом (1987). Отличие этих работ заключается в том, что при создании посевов впервые в Кузбассе была проведена качественная планировка поверхности отвалов на производственных площадях. Кроме того, вновь созданные сообщества на протяжении многих лет используются в качестве сенокосов, а в последние годы поздней осенью — в качестве пастбищ.

Настоящая статья продолжает серию работ, посвященных изучению структурных особенностей агрофитоценозов, созданных на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины (Ламанова, 1997а, 1998; Доронькина, 1999, 2002). Сбор и обработка материалов производится по схеме, разработанной и предложенной Т. Г. Ламановой. В данной работе рассматриваются структурные особенности и продуктивность агрофитоценоза, в котором овсяница тростниковая (*Festuca arundinacea* Schreb. s. l.)[1] содоминирует с *Trifolium pratense* L. и злаками, характерными для зональных луговых сообществ этого региона.

Festuca arundinacea — многолетний рыхлокустовой или коротко корневищный злак высотой 70—130 см. Корневая система мочковатая, проникающая в почву до 180—200 см. В природе распространена на солонцеватых лугах, по берегам ручьев и рек, на известняковых и меловых отложениях (Цвелёв, 1976). В России встречается на Кавказе, в европейской части, Южном Урале, в Западной Сибири (только единично в Курганской обл.), Средней Азии. Вне России встречается в Скандинавии (южной), Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье (восточном), Малой Азии, Иране, Джунгарии, Северной и Южной Америке (заносное).

По данным Ю. И. Кириллова (1974), овсяницу тростниковую можно возделывать в самых разнообразных почвенных и климатических условиях России: от лесной и лесостепной зон нечерноземной полосы до степных и полупустынных районов, где ее выращивают при орошении. Преобладание интравагинальных побегов, вероятно, обеспечивает высокую устойчивость этого вида к экстремальным факторам, в первую очередь, морозо- и засухоустойчивость (Бадритдинов, 1992). Сохраняется в чистых травостоях и дает урожаи в течение 12—15 лет и более. После укосов имеет 2—3 отавы. Мощная корневая система растений улучшает структуру почвы. Этот вид используют также для закрепления склонов, оврагов и дорожных насыпей как почвозащитное растение. Вид устойчив на влажных, сырых, а также на засоленных, щелочных и кислых почвах.

Высокая продуктивность и хорошие кормовые качества позволяют поставить овсяницу тростниковую в один ряд с известными, давно введенными в культуру, имеющими большое хозяйственное значение видами многолетних кормовых трав (Кириллов, 1974).

Поле разреза «Листвянский», где проводился посев клеверозлаковой смеси, находится в лесостепной части на юге Кузнецкой котловины и располагается в 15 км к юго-западу от г. Новокузнецка. Климат местности континентальный. Сумма температур, приходящихся на период более 10 °С, составляет 1800—1900 °С. Годовое количество осадков 450—600 мм (Справочник..., 1977). На месте отвалов преобладали ранее выщелоченные и оподзоленные черноземы (Трофимов, 1975). Сейчас в результате проведения вскрышных работ образовались отвалы, сложенные перм-

---

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

скими отложениями, представленными песчаниками, алевролитами и аргиллитами. Механический состав почвогрунтов пермских отложений характеризуются большим количеством крупнообломочных фракций (Ламанова, 1998).

По геоботаническому районированию А. В. Куминовой (1950), данная территория отнесена к Центральному подрайону Томь-Кондомского предгорного переходного района. В ландшафте преобладают открытые и распаханные пространства, по просторам которых разбросаны мелкие колки и отдельно стоящие березы. «В 1940-е годы к самому распространенному варианту суходольных лугов относили овсяницево-разнотравные, в составе которых было много злаков — *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis alba*; из бобовых — *Trifolium pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia unijuga*; из разнотравья — *Carum carvi*, *Achillea millefolium*, *Trollius asiaticus*. Средняя высота травостоя 40 см. Большое количество бобовых и высокое качество травостоя является специфической особенностью таких лугов» (Куминова, 1950: 108). Нужно отметить, что лесостепь, являясь основной полосой зернового хозяйства, имела уже в 1950-е годы мало участков целинной растительности. В настоящее время в результате вскрышных работ на территории разреза эти луга полностью исчезли.

Материал и методика

Посев клеверозлаковой травосмеси с овсяницей тростниковой проводился сотрудниками ЦСБС СО РАН при технической поддержке концерна «Кузбассразрезуголь» и разреза «Листвянский». Посев проводился в начале июля 1990 г. на пермских отложениях на площади 15 га. Норма высева семян была увеличена в 4 раза, так как по ГОСТу 17.5.1.03.-86 пермские отложения относят к малопригодным для биологической рекультивации.

Т. А. Работнов (1987) отмечал, что увеличение нормы высева повышает конкурентную способность вида в фитоценозе, приводит к увеличению его участия в травостое. Для обеспечения должного участия видов, обладающих в данных условиях невысокой способностью конкурировать, норму их высева увеличивают, а норму высева более конкурентоспособных («агрессивных») видов сокращают.

При создании клеверо-злаковой травосмеси был проведен смешанный посев семян клевера лугового (сорт СибНИИК-10, оригинатор Р. И. Полюдина, СО ВАСХНИЛ) и злаков, интродуцированных Р. Я. Пленник и Г. В. Кузнецовой, и размноженных на производственных площадях ЦСБС: *Festuca arundinacea*, *F. pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis gigantea*, *Phleum pratense*, *Arrhenatherum elatius*, *Agropyron cristatum*.

Ежегодно, начиная со 2-го по 11-й годы жизни посева (1991—2000), в июле—начале августа проводился сбор повидовых укосов для определения урожайности надземной фитомассы и состава хозяйственно-ботанических групп. Для установления вертикального сложения травостоя в период полного развития проводился учет надземной массы по горизонтам в 10 см, начиная от основания растений (Павлова, 1980). В 1990—1992 и 1999 гг. закладывали по 10 учетных площадок по 1 м^2, на которых определяли общее проективное покрытие, численность видов, возрастной состав, проводились измерения морфометрических признаков и плотности видов. Для выяснения горизонтального распределения растений по площади агрофитоценозов использовалось отношение дисперсии к среднему с применением поправки Блэкмана (Василевич, 1969).

Выравненность относительного распределения особей среди видов анализировали с помощью кривых накопленной относительной значимости видов: для каждой

выборки по оси абсцисс последовательно располагались виды растений, ранжированные от наиболее к наименее обильным, а по оси ординат для каждого вида откладывалась суммарная доля в выборке всех предыдущих видов включительно. При этом методе мы можем сравнивать сообщества по разнообразию, если соответствующие им кривые не пересекаются: кривая, располагающаяся ниже, соответствует более разнообразному сообществу. Методика была взята из работы Э. Мэгарран (1992), где в качестве авторов названы Г. М. Платт, К. М. Шоу и П. Дж. Лэмбшид.

Для выявления степени выравненности распределения особей по видам применялся индекс полидоминантности Симпсона (Песенко, 1982). В качестве счетной единицы принимались генеты, а у вегетативно-подвижных видов — раметы (Злобин, 1989).

Запас подземной фитомассы и ее распределение по вертикальному профилю определяли путем отбора проб грунта в трехкратной повторности с площади 1 дм^2 в глубину по слоям: 0—10, 10—20, 20—30 см. Корневые системы отмывали от грунта в воде, затем высушивали до воздушно-сухой массы и взвешивали.

Результаты

Вертикальное распределение надземной фитомассы относится к характерным элементам структуры сообществ и является ее важным показателем, который отражает состав компонентов, условия среды, характер воздействия человека и прошлое ценоза (Павлова, 1980; Ламанова, 1997б). Г. И. Дохман (1979) отмечала, что вертикальная структура травосмеси создает внутри травостоя определенные микроклиматические условия, обусловливающие интенсивность использования солнечной энергии и углекислого газа, совокупно определяющих урожай.

Десятилетние наблюдения за вертикальной структурой агрофитоценоза выявили ряд отличий от структуры ранее существовавших здесь суходольных лугов. Во-первых, высота травостоя в клеверозлаковой травосмеси значительно превышает таковую зональных сообществ и изменяется от 80 до 145 см, при среднем значении 89 см (рис. 1). По данным А. В. Куминовой (1950), средняя высота травостоя овсяницево-разнотравных лугов Кемеровской обл. составляла 40 см. По данным Г. Г. Павловой (1980), максимальная высота травостоя лугов этого типа по Сибири составляла 70—90 см. На отвалах увеличение высоты травостоя, вероятно, связано с наличием в почвогрунтах окисленного угля, способствующего росту и развитию растений, образованию гумуса (Ламанова, 1997б).

Второй особенностью вертикальной структуры сообществ на отвалах является распределение ее надземной фитомассы по вертикальному профилю. Г. Г. Павлова (1980) выделяла 3 типа распределения надземной фитомассы по вертикальному профилю: растянутое, при котором основная масса травостоя (85 % от общей массы) заключена в слое 65 см, среднее, при котором основная масса сосредоточена на высоте 0—50 см, и приземное, когда этот показатель приурочен к слою 0—40 см. Растянутость профиля свойственна лесным вариантам суходольных лугов. Приземным распределением биомассы отличаются ценозы с содоминированием бобовых, мелкотравья. Среднее положение по характеру распределения биомассы занимает группа ассоциаций суходольных лугов с полидоминантными сообществами. с пестрыми по видовому составу синузиями злаков и разнотравья. т. е. более сложно организованные сообщества.

В клеверозлаковой травосмеси с овсяницей тростни́ковой были отмечены все 3 типа распределения фитомассы по вертикальному профилю (рис. 1). Преобла-

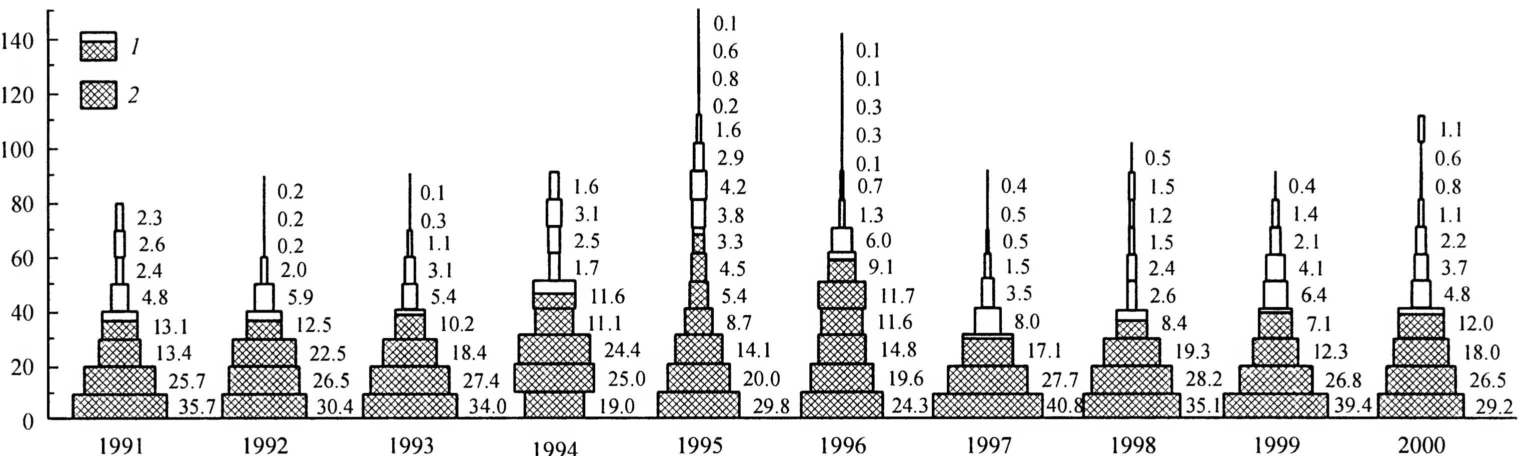


Рис. 1. Распределение надземной фитомассы по вертикальному профилю в клеверозлаковой травосмеси с участием *Festuca arundinacea* на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский».

1 — общая фитомасса, *2* — основная фитомасса (85 %). По оси ординат — высота травостоя, см; по оси абсцисс (здесь и на рис. 2, 4, 5) — годы наблюдений.

дающим типом является приземное распределение, которое наблюдалось в 1991—1993, 1997—1999 и 2000 гг. Растянутое распределение отмечалось в 1995 и 1996 гг., а средний тип — в 1994 г. Овсяницевые луговые формации, по данным Г. Г. Павловой (1980), имели приземный тип распределения.

В-третьих, общий вид графика процентного распределения надземной фитомассы суходольных лугов по слоям в 10 см имеет вид пирамиды (Павлова, 1980): самые большие значения приходятся на нижние горизонты, а затем биомасса постепенно уменьшается, и минимальные значения — у самой верхней границы травостоя. График вертикальной структуры, приближающийся по конфигурации к графику зональных сообществ, получен в травосмеси в 1992, 1993, 1997 и 1999 гг. Это оптимальная форма распределения биомассы в травянистых сообществах, при которой происходит максимальное использование поступающей энергии. Вероятно, доминирование злаков в суходольных лугах и в посевах на отвалах благодаря оптимальной вертикальной структуре в виде пирамиды позволяет наиболее полно использовать энергию солнца, что приводит в конечном итоге к повышению устойчивости сообщества (Ламанова, 1998).

Таким образом, вертикальная структура в клеверозлаковой травосмеси на породных отвалах характеризуется значительной высотой травостоя и значительно отличается от структуры зональных лугов.

Наличие мозаичности имеет большое значение в жизни растительных сообществ. При мозаичности более полно используются различные типы микроместообитаний, к каждому из них приурочен свой особый микроценоз или микрогруппировка. Это приводит к увеличению и большему разнообразию видов, что способствует возрастанию устойчивости и жизненности всего сообщества (Корчагин, 1976). Неравномерность распределения видов в пределах границ отдельных луговых фитоценозов обусловлена случайностью в рассеивании зачатков растений и в приживании их всходов, неоднородностью экотопа, особенностями вегетативного размножения некоторых растений, воздействием животных и человека (Работнов, 1984).

В клеверозлаковой травосмеси отмечено 2 типа горизонтального распределения: групповое (контагиозное) и случайное (рис. 2). Контагиозный тип распределения преобладал на протяжении всего изучаемого периода. Число видов, описанных контагиозным типом горизонтального распределения, менялось скачкообразно: в 1991 г. оно составило 82.4; в 1992 г. — 70; в 1993 г. — 80 %. На 10-й год жизни растительного сообщества на отвалах число видов, имевших случайное распределение, было максимальным — 33.3 %. Таким образом, горизонтальная структура клеверозлаковой травосмеси на вскрышных породных отвалах приближается к таковой зональных сообществ, в которых групповое распределение преобладает (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981). Равномерный тип распределения отсутствует. Абсолютно равномерное распределение растений по площади сообщества, по всей вероятности, явление очень редкое не только для естественной, но и для культурной растительности (Корчагин, 1976).

Изучение видового разнообразия (α-разнообразия) в клеверозлаковой травосмеси проводили на начальных этапах формирования агрофитоценоза в сравнении с 10-м годом жизни (1999 г.). Так, в 1991 и 1992 гг. наблюдалось небольшое число «обильных» видов на фоне большого числа «редких» (рис. 3): в 1991 г. 5 наиболее обильных видов (из 18 зарегистрированных в выборке) со сравнимой по порядку численностью составляли 92 % особей; а в 1992 г. только 3 наиболее обильных вида (из 20) имели сравнимую численность, и они составляли 95 % особей. К 1993 г. распределение особей среди видов заметно выровнялось, сохранив эту тенденцию

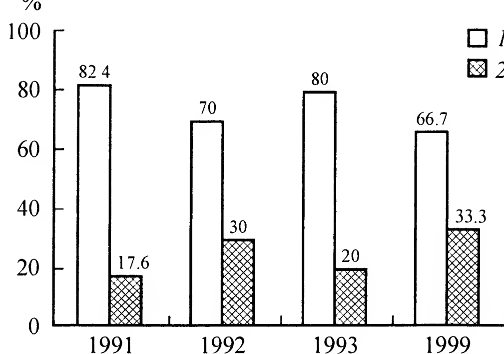


Рис. 2. Горизонтальное распределение видов по площади (% от общего числа) в клеверозлаковой травосмеси с *Festuca arundinacea* на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский».

1 — контагиозное, *2* — случайное.

и далее — в 1999 г. почти половина зарегистрированных видов (13 из 24) имели сравнимую численность, составляя 95 % особей.

Кроме того, видовое разнообразие оценивалось по числу видов на 1 м^2 и индексу полидоминантности Симпсона, который оценивает равновозможность, с которой особи распределены по видам. Число видов на 1 м^2 в клеверозлаковой травосмеси небольшое, лимиты 5.4—9.4 (см. таблицу). Значения индекса полидоминантности Симпсона со 2-го по 4-й годы жизни малы, и только на 10-й год жизни его значения достигают 11.249. Это выше аналогичного показателя мятликово-разнотравного остепненного луга и говорит об усложнении структуры агрофитоценоза (Ламанова, 1997а).

Сравнение проводилось с показателями естественных фитоценозов в долине р. Карасук (Новосибирская обл.) (Ламанова, Попова, 1989), так как изучение струк-

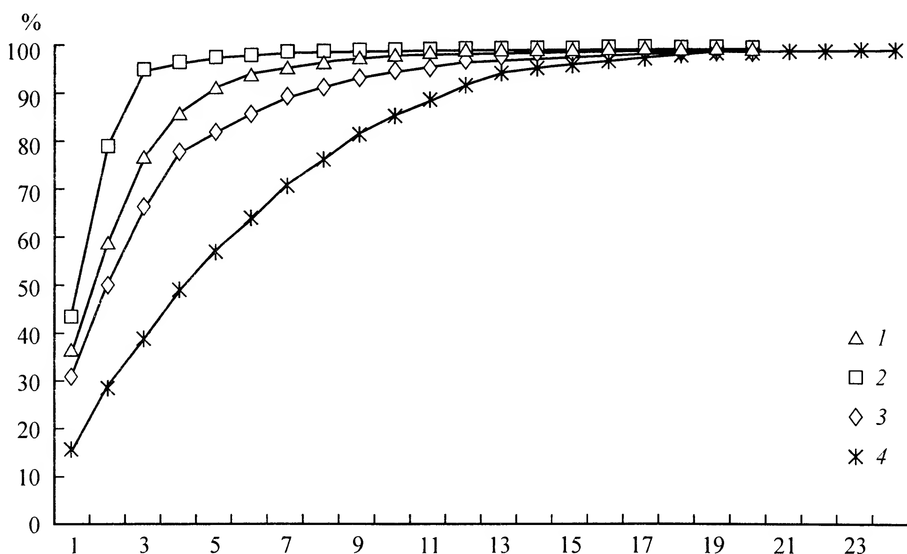


Рис. 3. Кривые значимости видов в клеверозлаковой травосмеси с овсяницей тростниковой на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский».

Годы: *1* — 1991, *2* — 1992, *3* — 1993, *4* — 1999. По оси ординат — накопленная доля видов в выборке, %; по оси абсцисс — последовательность видов, ранжированных от наиболее обильного к наименее обильному.

Некоторые структурные особенности клеверозлаковой травосмеси с овсяницей тростниковой на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский» в сравнении со структурой естественных растительных сообществ в долине р. Карасук (Новосибирская обл.)

Показатель	Мятликово-разнотравный остепненный луг*	Посев *Festuca arundinacea*			
		годы жизни			
		2-й (1991)	3-й (1992)	4-й (1993)	10-й (1999)
Число видов на 1 м^2	21.8 ± 1.8	7.7 ± 0.5	5.4 ± 0.9	9.2 ± 0.5	9.4 ± 0.6
Число экземпляров на 1 м^2	253.7 ± 18.6	375.9 ± 158.9	540.6 ± 231.5	116.3 ± 16.5	46.1 ± 2.4
Индекс полидоминантности Симпсона	9.524	4.410	2.908	5.627	11.249

Примечание. * — по данным Т. Г. Ламановой (1997).

турных особенностей проводилось по одной схеме. Мятликово-разнотравный остепненный луг расположен в лесостепной зоне на выщелоченных черноземах. Это деградированный вариант суходольных лугов, где основными доминантами являются *Poa angustifolia* и виды непоедаемого или плохопоедаемого разнотравья. Так как отвалы, на которых проводились исследования, расположены недалеко от поселка, то, вероятнее всего, в результате интенсивного выпаса на их месте существовали бы эти луга.

Важной стороной и свойством каждого растительного сообщества, в значительной степени определяющим его строение и степень использования им энергии солнца в данных условиях местообитания, является фитомасса. Продуктивность сырой надземной фитомассы изучаемого посева на протяжении 10 лет изменялась от 22.5 ц/га (9-й год жизни) до 92.1 ц/га (7-й год жизни), а сухой соответственно 11.2 ц/га и 42.2 ц/га (рис. 4). Максимальные ее значения по сухой массе отмечены в 1992 г. — 32.6, 1996 г. — 42.2, 1997 г. — 40.2 ц/га.

Продуктивность суходольных лугов колеблется в разных регионах Сибири от 10 до 23 ц/га (Павлова, 1980). По данным А. В. Куминовой (1950), она составляла в 1940-е годы на суходольных лугах в Кемеровской обл. 20—35 ц/га. В кле-

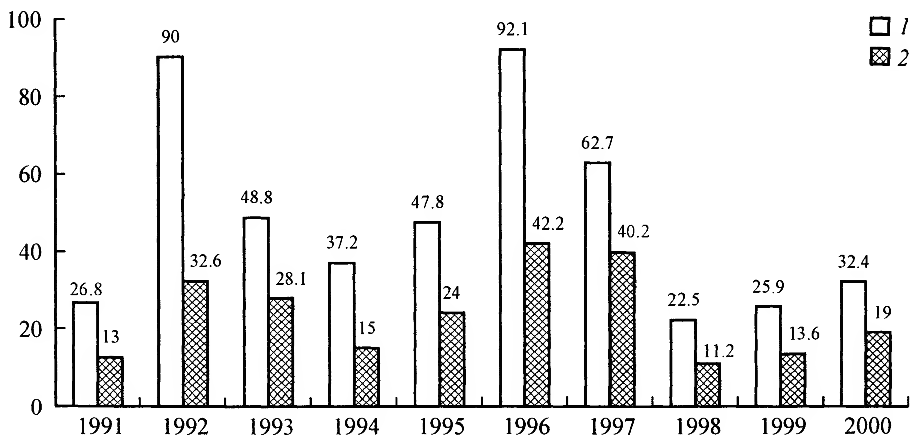


Рис. 4. Динамика надземной фитомассы клеверозлаковой травосмеси с *Festuca arundinacea* на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский».

1 — сырой, *2* — сухой. По оси ординат — фитомасса, ц/га.

верозлаковой травосмеси средняя многолетняя продуктивность надземной фитомассы составила 23.9 ц/га сухой фитомассы.

Таким образом, клеверозлаковая травосмесь с овсяницей тростниковой, созданная на спланированных породных отвалах разреза «Листвянский», соответствует по продуктивности существовавшим на месте отвалов ранее природным лугам.

Для получения более полной картины о продуктивности агрофитоценоза необходимо рассмотреть продуктивность подземной фитомассы. Основная часть фитомассы в клеверозлаковой травосмеси, как и в посевах овсяницы тростниковой, сосредоточена в подземном блоке. На 3-й год жизни агрофитоценоза подземная фитомасса составляла 138 ц/га (80.7 % от общей массы) и значительно превысила надземную фитомассу, которая составила 33 ц/га (19.3 %).

В процессе наблюдения за агрофитоценозами были выявлены некоторые отличия в поведении видов, высеянных на отвалах и произрастающих в естественных сообществах. Так, бобовые существуют в злаково-бобовых травосмесях не более 2 лет, а затем выпадают из травостоя, замещаясь обильными злаками и сорняками (Работнов, 1987). В природных условиях, как отмечает Г. И. Дохман (1979), бобовые реже злаков господствуют в луговых ассоциациях. Чаще они характеризуются невысоким обилием, лишь изредка являются содоминантами.

На вскрышных отвалах выпадение клевера лугового из посевов на протяжении 13 лет изучения сукцессионных процессов в созданных агрофитоценозах не наблюдалось (рис. 5). Клевер луговой являлся мощным доминантом со 2-го года жизни посева по 6-й. Процентный вклад в надземную фитомассу *Trifolium pratense* по годам следующий: 1991 г. — 71.1; 1992 г. — 76; 1993 г. — 28.9; 1994 г. — 59.8; 1995 г. — 35.4 %. В последующем роль его в растительном сообществе значительно снижается: 1996 г. — 12.6; 1997 г. — 5; 1998 г. — 3.1; 1999 г. — 4 %. В сборы за 2000 г. вид не попал, но был найден на следующий год. Изменения связаны с прогрессирующим внедрением и разрастанием злаков. Поскольку бобовые не способны задернять почву и большинство из них не выносит плотного злакового покрова, злаки, плотно задерняя почву, вытесняют бобовые (Дохман, 1979). Так, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Agropyron cristatum* постепенно вытесняют клевер луговой с основной площади агрофитоценоза, и *Trifolium pratense* сохраняется в посевах на выровненных местах с повышенным увлажнением.

В целом отметим, что овсяница тростниковая является перспективным видом для создания агрофитоценоза на вскрышных породных отвалах Кузбасса и может быть использована в составе клеверозлаковых травосмесей для создания устойчивых высокопродуктивных сообществ.

Заключение

Многолетнее (1990—2000 гг.) изучение формирования структурных особенностей агрофитоценоза — клеверозлаковой травосмеси, созданного на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины, позволяет отметить следующее.

Вертикальная структура клеверозлаковой травосмеси существенно отличается от аналогичной структуры ранее существовавших на месте отвалов суходольных лугов: травостой его более высокий; отмечено 3 типа распределения фитомассы по вертикальному профилю — приземное, среднее и растянутое; общий вид более половины графиков вертикального распределения не имеет конфигурации пирамиды. Горизонтальная структура агрофитоценоза приближается к таковой зональных

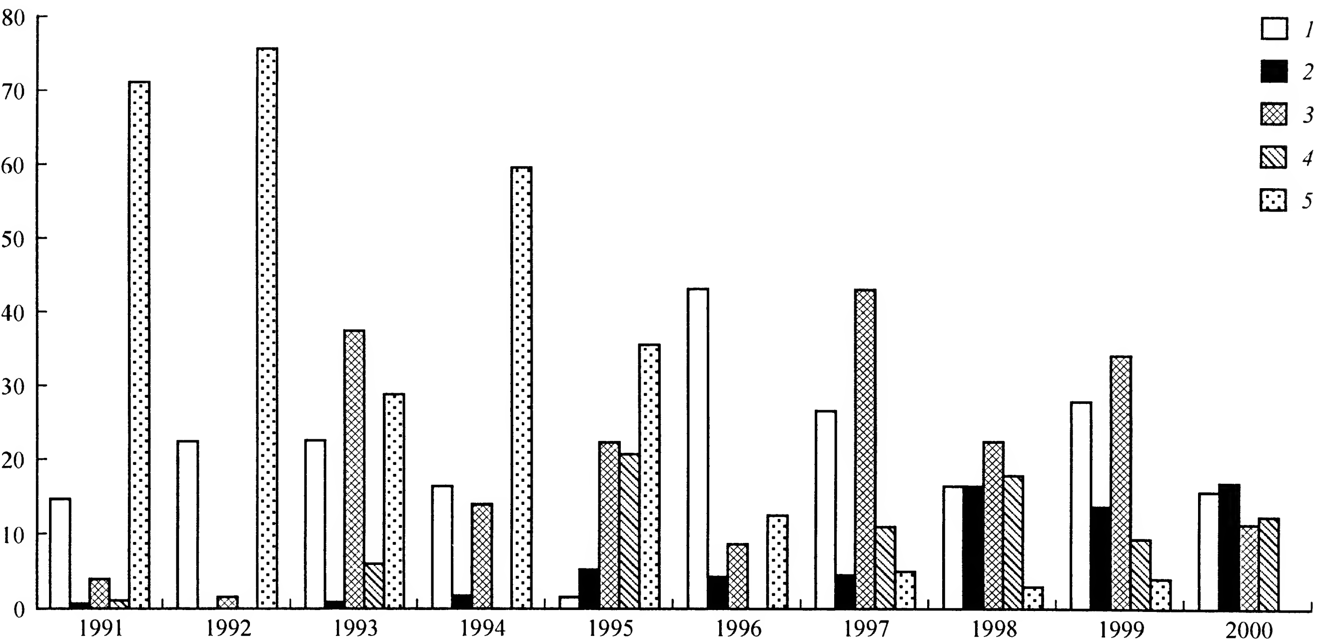


Рис. 5. Динамика продуктивности воздушно-сухой надземной фитомассы (% от общей) доминирующих видов в клеверозлаковой травосмеси с участием *Festuca arundinacea* на спланированных вскрышных отвалах разреза «Листвянский».

1 — *Festuca arundinacea*, *2* — *Dactylis glomerata*, *3* — *Bromopsis inermis*, *4* — *Agropyron cristatum*, *5* — *Trifolium pratense*. По оси ординат — относительная масса видов, %.

сообществ, в которых групповое распределение преобладает. Равномерный тип распределения отсутствует.

Продуктивность надземной массы клеверозлаковой травосмеси ниже продуктивности подземной фитомассы (в 1992 г. в 4 раза) и близка к аналогичному показателю существовавших на месте отвалов ранее зональных сообществ.

Анализ кривых накопленной относительной значимости видов показал, что начиная с 3-го года жизни сообщества происходит заметное выравнивание распределения числа особей по видам.

Видовое разнообразие (число видов на 1 м^2 и индекс полидоминантности Симпсона) и число экземпляров растений на единицу площади агрофитоценоза мало, что позволяет говорить о существовании различий между структурой агрофитоценоза и структурой зональных сообществ.

Клевер луговой являлся мощным доминантом со 2-го по 6-й год жизни агрофитоценоза. Со временем его вытеснили злаки (*Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Bromopsis inermis*, *Agropyron cristatum*), но вид сохранился в посевах в течение всего периода наблюдения.

Благодарности

Полевые исследования проведены на средства Федеральной целевой научно-технической программы России «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения», подпрограммы «Биологическое разнообразие» (1994—1998; рег. № 336, 323, 317, 245) и Федеральной целевой программы «Государственная поддержка интеграции высшего образования и фундаментальной науки» (1997—2001; грант 656, направление 5.1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бадритдинов Р. А. Особенности роста и развития *Festuca arundinacea* Schreb. в лесостепи Западной Сибири в условиях интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1992. 16 с.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

ГОСТ 17.5.1.03.-86. Охрана природы, земли. Классификация вскрышных и замещающих пород для биологической рекультивации земель. М., 1987. 10 с.

Доронькина Н. В. Структурные особенности агрофитоценоза с *Festuca arundinacea* Schreb. на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины // Раст. ресурсы. 1999. Т. 35. Вып. 4. С. 1—12.

Доронькина Н. В. Жизненное состояние агропопуляций *Festuca arundinacea* Schreb.на вскрышных породных отвалах в лесостепной зоне Кузнецкой котловины // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 2. С. 65—74.

Дохман Г. И. Экспериментально-фитоценологические основы исследования злаково-бобовых сообитаний. М., 1979. 199 с.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 145 с.

Кириллов Ю. И. Овсяница тростниковая (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Тр. по прикладной ботанике, генетике, селекции. 1974. Т. 52. Вып. 2. С. 146—167.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. 320 с.

Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 167 с.

Ламанова Т. Г. Структурные особенности агрофитоценоза *Medicago sativa* L. на вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбасса // Раст. ресурсы. 1997а. Т. 33. Вып. 2. С. 1—13.

Ламанова Т. Г. Особенности вертикальной структуры агрофитоценозов на породных отвалах лесостепной зоны Кузбасса // Биологическая рекультивация нарушенных земель. Матер. Междунар. совещ. 26—29 августа 1996 г. Екатеринбург, 1997б. С. 143— 150.

Ламанова Т. Г. Структурные особенности злаковых агрофитоценозов на вскрышных отвалах в лесостепной зоне Кузбасса // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 3. С. 1—20.

Ламанова Т. Г., Попова Н. А. Характеристика естественных пастбищ долины реки Карасук // Сенокосы и пастбища Сибири: Сб. науч. тр. Новосибирск, 1989. С. 32—35.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 181 с.
Павлова Г. Г. Суходольные луга юга Сибири. Новосибирск, 1980. 213 с.
Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 281 с.
Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 392 с.
Работнов Т. А. Луговедение. М., 1984. 319 с.
Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. М., 1987. 160 с.
Справочник по климату СССР. Вып. 20. Ч. II. Новосибирск, 1977. 472 с.
Трофимов С. С. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск, 1975. 299 с.
Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.
Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The paper presents results of ten-year observations of the structure of a clover-grass agrophytocoenosis formed with participation of introduced *Festuca arundinacea* on level opencut spoil banks in the forest-steppe zone of the Kuzbas. The structure of the community is different from that of zonal communities earlier existed by a number of parameters: vertical and horizontal structures, productivity and species diversity. *Festuca arundinacea* has proved to be a promising species for formation of sustainable high-productive communities in the composition of clover-grass mixtures on the level opencut spoil banks in the Kuzbas.

УДК 581.55 + 581.93 (470.51/.54) + 502.4 : 504.7 — Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© О. В. Телегова

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СИНАНТРОПИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ВИСИМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (СРЕДНИЙ УРАЛ)

O. V. TELEGOVA. THE REGULARITIES OF SYNANTHROPIZATION OF THE PLANT COVER OF THE VISIMSKY NATURE RESERVE (MIDDLE URALS)

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Факс (343) 222-21-92
E-mail: telegova@ipae.uran.ru
Поступила 09.07.2003
Окончательный вариант получен 24.06.2004

Приведены результаты исследований антропогенных изменений флоры и растительного покрова Висимского государственного природного биосферного заповедника. В составе синантропной флоры выявлено 86 видов сосудистых растений, относящихся к 68 родам и 23 семействам. Индекс синантропизации флоры заповедника равен 19.7 %, индекс адвентизации — 2.5 %. Показано, что основу синантропной флоры составляют виды местной флоры (апофиты). Даны характеристика растительности синантропных и синантропизированных местообитаний Висимского заповедника и оценка степени их антропогенной трансформации.
Ключевые слова: синантропизация, синантропная флора, Висимский заповедник, растительные сообщества.

Изучение закономерностей синантропизации растительного покрова привлекает внимание многих ботаников как в нашей стране, так и за рубежом (Falinski, 1972; Горчаковский, 1979, 1984, 1999; Туганаев, Пузырев, 1988; Березуцкий, 1999 и др.).

Синантропизация представляет собой процесс адаптации растительного мира к условиям среды, измененным или созданным в результате деятельности человека (Горчаковский, 1984). Последствиями данного процесса являются: обеднение видового состава флоры, внедрение в растительные сообщества синантропных видов растений, замена естественных растительных сообществ производными и синантропными, уменьшение разнообразия, упрощение структуры растительных сообществ. Одной из целей создания сети особо охраняемых природных территорий является сохранение разнообразия растительного мира. Но природные резерваты, хотя и в меньшей степени, также подвержены антропогенным воздействиям. На их территории организуются экскурсии, осуществляется научная и хозяйственная деятельность, есть научно-производственные базы и кордоны лесников. Поэтому для предотвращения негативных последствий необходимо знать особенности процесса синантропизации в условиях заповедного режима.

В данной работе мы придерживаемся определения П. Л. Горчаковского (1979, 1984, 1999), который, основываясь на классификации J. Kornas (1982), к синантропным относит как заносные растения из других районов (антропофиты), так и виды местной флоры (апофиты), позиция которых в составе растительных сообществ усиливается при возрастании антропогенных нагрузок.

Исследования проводились в Висимском государственном природном биосферном заповеднике (ВГПБЗ), который расположен в подзоне южной тайги Средне-Уральского низкогорья, в верховьях р. Сулем (приток р. Чусовой). Он охватывает часть водораздельного хребта с высотами до 700 м над ур. м. западного макросклона Урала. Заповедник существовал с 1946 по 1951 гг. В 1971 г. Висимский заповедник был восстановлен. Постановлением Правительства РФ от 18.05.2001 г. заповеднику присвоен статус биосферного. Площадь заповедника в настоящее время составляет 33497 га.

Изучение флоры данного района имеет давнюю историю. С 1947 г. флору и растительность территории заповедника и его окрестностей исследовала Н. М. Грюнер (1977, 1979). В последнее время детальной инвентаризацией флоры ВГПБЗ занимается Л. В. Марина (1987, 1996, 2001). В процессе работы нами было обнаружено 6 видов, ранее не отмечавшихся в заповеднике (Телегова, Юдин, 2002). Таким образом, с учетом всех исследований флора ВГПБЗ насчитывает 436 видов сосудистых растений.

Несмотря на достаточно подробное изучение флоры и растительности данного района и ряда работ по выявлению заносных видов, исследований, связанных с изучением синантропной флоры, не проводилось. В связи с этим целью нашей работы было изучение закономерностей синантропизации растительного покрова ВГПБЗ. В задачи исследования входило выявление синантропной флоры, оценка степени синантропизации ее на данной территории, изучение особенностей растительных сообществ антропогенных местообитаний.

Материал и методика

Для выявления синантропной флоры было проведено маршрутное обследование всех в той или иной степени антропогенно трансформированных местообитаний. Изучены окрестности кордонов, сенокосные луга, дороги и тропы. Вблизи кордонов и на сенокосных лугах закладывались пробные площадки (ПП) размером 5 × 5 м, дороги были условно разделены на межколейное пространство, колею и обочину, тропы на колею и обочину, на каждом участке были заложены трансекты

размером 0.5 × 10 м (с повторностью 7—10 раз). На ПП выявлен видовой состав, оценено обилие видов по шкале Друде, общее проективное покрытие (ОПП). Для определения участия синантропных видов в общем проективном покрытии закладывались площадки размером 0.5 × 0.5 м, на которых отмечалось проективное покрытие отдельных видов. Роль синантропных видов в сложении надземной фитомассы растительных сообществ определялась также на площадках 0.5 × 0.5 м, на уровне почвы проводились укосы. Срезанные фракции разделялись на синантропный и несинантропный компоненты, высушивались до воздушно-сухого состояния и впоследствии взвешивались в лабораторных условиях.

Показателем степени изменения флоры в результате деятельности человека служит индекс синантропизации — доля синантропных видов (как апофитов, так и антропофитов) в процентах от общего числа видов, известных для данной территории. Второй показатель — индекс апофитизации — доля апофитов в процентах от общего числа видов синантропной флоры. Он определяет процент местных (аборигенных) видов, составляющих синантропную флору (Горчаковский, Козлова, 1998). Третий показатель — индекс адвентизации (Силаева, 2000), процент адвентивных (заносных) видов от всей флоры, который позволяет следить за видами, вызывающими изменение флористического состава данной территории.

Существует ряд подходов к оценке состояния растительных сообществ (Willard, Marr, 1970; Горчаковский, 1999, Горчаковский, Коробейникова, 1999; Абрамова, 2003). По результатам оценки уровня синантропизации растительные сообщества подразделяются на естественные, синантропизированные и синантропные, при этом в синантропизированных выделяют слабо-, средне- и сильно синантропизированные сообщества (Абрамова, 2003). При характеристике растительных сообществ уделено внимание экологическим особенностям и ценотической приуроченности видов, которые составляют данное сообщество. Для оценки уровня синантропизации растительных сообществ учитывались количество видов на пробную площадь (видовое богатство), индекс синантропизации, индекс адвентизации, общее проективное покрытие, доля синантропных видов в общем проективном покрытии, запас надземной фитомассы, выраженный в г/м^2 воздушно-сухого вещества, доля синантропных видов в сложении надземной фитомассы. По совокупности этих показателей, основываясь на методике, предложенной П. Л. Горчаковским (1999), изученные растительные сообщества отнесены к I—IV стадиям антропогенной трансформации.

Результаты

В результате проведенных исследований и на основании анализа литературных данных в составе синантропной флоры ВГПБЗ было выявлено 86 видов сосудистых растений, относящихся к 66 родам, 23 семействам. Таксономический состав синантропного элемента флоры ВГПБЗ показан в таблице.

Наибольшим числом видов представлены семейства *Poacea*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Apiaceae*, *Boraginaceae*, *Juncaceae*. На долю 10 ведущих семейств синантропной флоры приходится 79 % ее видов. Ведущими семействами всей флоры заповедника являются *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, на долю которых приходится 47 % от общего числа видов. Сравнивая ведущие семейства естественной и синантропной флор Висимского заповедника, следует отметить сходство основного состава, хотя име-

Таксономический состав синантропной флоры
Висимского заповедника

Семейство	Число видов		
	синантропных	апофитов	антропофитов
Equisetaceae	1	1	—
Cyperaceae	2	2	—
Juncaceae	3	3	—
Poaceae	17	15	2
Apiaceae	4	4	—
Asteraceae	12	11	1
Balsaminaceae	1	1	—
Boraginaceae	3	2	1
Brassicaceae	2	—	2
Caryophyllaceae	5	5	—
Chenopodiaceae	1	—	1
Fabaceae	6	6	—
Geraniaceae	2	2	—
Lamiaceae	6	4	2
Onagraceae	2	1	1
Plantaginaceae	1	1	—
Polygonaceae	4	3	1
Primulaceae	1	1	—
Ranunculaceae	2	2	—
Rosaceae	8	8	—
Rubiaceae	1	1	—
Scrophulariaceae	1	1	—
Urticaceae	1	1	—
Всего	86	75	11

ются различия в их положении. Так, первое место в синантропной флоре заповедника принадлежит сем. *Poaceae*. Сем. *Cyperaceae* занимает 3-е место в спектре ведущих семейств естественной флоры и отсутствует среди ведущих синантропной флоры заповедника и т. д.

Из 86 видов синантропной флоры 75 являются апофитами и 11 — антропофитами (см. таблицу).

К группе антропофитов отнесены заносные виды, не характерные для естественых растительных сообществ подзоны южной тайги. На территории заповедника антропофитами являются *Avena sativa*, *Secale cereale*, *Myosotis arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Galeopsis bifida*, *G. speciosa*, *Fallopia convolvulus*, *Lepidotheca suaveolens*, *Turritis glabra*, *Epilobium adenocaulon*.

Основу синантропной флоры Висимского заповедника составляют апофиты. К апофитам относятся аборигенные виды растений, активно расселяющиеся в местах, где под влиянием деятельности человека естественный растительный покров подвергается полному или частичному разрушению. Переход апофитов на измененные человеком субстраты обычно сопровождается увеличением их обилия (Горчаковский, Коробейникова, 1999). В заповеднике к данной группе принадлежат *Juncus alpino-articulatus*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Urtica dioica*, *Rumex acetosa* и другие.

Индекс синантропизации флоры Висимского заповедника составил 19.7 %. Индекс апофитизации — 87.2 %. Индекс адвентизации данной территории равен 2.5 %.

Незначительное число антропофитов в составе синантропной флоры заповедника является следствием, в первую очередь, природоохранных действий: ограничения доступа людей на территорию заповедника, прекращения выкашивания лугов и расчистки транспортных путей. Все эти факторы способствуют восстановлению естественного растительного покрова данной территории.

Характеристика растительности синантропизированных и синантропных местообитаний Висимского заповедника и степень их антропогенной трансформации

Лесные и опушечно-лесные сообщества. Данную группу составляют растительные сообщества заповедника, которые образовались на территории наименее посещаемого старого кордона (69 квартал) и около кордона, построенного в 2000 г. (101 квартал), а также сообщества обочины лесной дороги, проходящей по южной границе заповедника. На территории нового кордона растительность еще не утратила черты лесной, а около наименее посещаемого — начинает их приобретать.

Всего в изученных лесных сообществах отмечено 84 вида, на одну ПП приходится от 11 до 23 видов. Индекс синантропизации около 60 %, индекс адвентизации не превышает 6 %. ОПП изменяется от 40 до 100 %, доля синантропных видов в сложении ОПП очень изменчива и может варьировать от 25 до 100 %. Запас надземной фитомассы составляет 132.6 ± 11.5 г/м^2. Доля синантропных видов в сложении надземной фитомассы 15—55 %. Доминирует *Calamagrostis langsdorffii* с максимальным обилием (Cop$_2$), вид встречается в 66 % описаний. *Equisetum sylvaticum*, *Rubus idaeus*, *Chamaenerion angustifolium* встречаются в 75 % описаний, но их обилие не превышает Sp. Среди экологических групп больше всего мезофитов — 67 % видов. На долю мезогигрофитов приходится 18 % видов, гигрофитов — 15 %. По ценотической приуроченности наибольшим числом видов представлены лугово-лесные (29 %) и лесные (25 %) растения. На долю луговых приходится 22 % видов. Малолетники составляют 10 % видов. По совокупности полученных характеристик лесные и опушечно-лесные сообщества отнесены к I стадии антропогенной трансформации.

Сенокосные луга. В данную группу пошли растительные сообщества, которые образовались под воздействием постоянного выкашивания. Необходимо отметить, что с 1999 г. на территории Висимского заповедника сенокошение не производится.

Общее число видов в сообществах значительно — 128, на одно описание приходится от 21 до 35 видов. Индекс синантропизации данной группы сообществ составляет от 40 до 80 %. Индексы адвентизации в большинстве случаев не превышают 5 %. В луговых сообществах заповедника ООП составляет 60—100 %, доля синантропных видов в ОПП — 40—100 %. Запас надземной фитомассы составляет 141.2 ± 16.2 г/м^2, доля синантропных видов в сложении надземной фитомассы — 45—59 %. Доминантами являются *Deschampsia cespitosa*, *Filipendula ulmaria* с обилием Sp—Cop$_2$. Данные виды встречаются в 87 и 83 % описаний соответственно. Несмотря на то что *Cirsium heterophyllum* встречается в 90 %, а *Bistorta major* и *Geum rivale* в 85 и 80 % описаний соответственно, обилие этих видов не превышает Sol—Sp. На долю мезофитов приходится 71 % видов, доля гигрофитов и мезогигрофитов составляет по 14 % видов. Наибольшим числом видов (34 %) представлены луговые растения, лугово-лесные составляют 26 %, лесные — 13 %. Малолет-

ники составляют всего 10.7 % видов данной группы. Сенокосные луга относятся ко II стадии антропогенной трансформации.

Растительность на территории кордонов, около жилья. Данную группу составили растительные сообщества, непосредственно прилегающие к строениям наиболее посещаемых кордонов Висимского заповедника. Всего было выявлено 107 видов, на одну ПП приходится от 21 до 34 видов. Индекс синантропизации составляет 50—80 %. Индекс адвентизации достигает 10 %. Растительные сообщества окрестностей кордонов характеризуются высоким общим проективным покрытием от 70 до 100 %, доля синантропных видов в ОПП составляет от 70 до 100 %. Запас надземной фитомассы в данной группе наибольший по сравнению с другими сообществами и составляет 206 ± 21.8 г/м^2, доля синантропных видов в сложении надземной фитомассы в большинстве проб равна 43—90 %. Здесь доминируют *Ranunculus repens*, *Urtica dioica* с максимальным обилием Cop$_3$, виды встречаются в 93 % описаний. *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa* присутствуют в 73 % описаний, обилие этих видов не превышает Sp. Мезофиты преобладают в данной группе сообществ (70 % видов), на долю гигрофитов приходится 14 %, на долю мезогигрофитов — 16 %. Среди ценотических групп наибольшим числом видов представлены луговые растения (35.5 %), лугово-лесные виды составляют 26 %, лесные — 14 %. Доля малолетников составляет 11 % видов. Растительные сообщества на территории кордонов отнесены к III стадии антропогенной трансформации.

Сообщества дорожно-тропиночной сети. В этой группе объединены растительные сообщества, которые образовались в колеях дорог и на тропах. Почва данных местообитаний уплотнена, а растения подвергаются постоянному вытаптыванию. Всего в сообществах дорожно-тропиночной сети заповедника отмечено 78 видов, причем на одну ПП приходится от 5 до 20 видов. Индекс синантропизации по сравнению с другими сообществами является наибольшим и составляет от 70 до 100 %. Адвентивные виды практически отсутствуют в данном типе сообществ. Общее проективное покрытие сильно варьирует, поскольку значительную площадь занимают участки частично или полностью лишенные растительности. ОПП изменяется от 10 до 90 %, доля проективного покрытия синантропных видов — 90—100 %. Запас надземной фитомассы наименьший в данном типе сообществ (71.2 ± 8.1 г/м^2), доля синантропных видов составляет 56—100 %. Доминантом является *Poa annua* с обилием Sp-Cop$_3$, данный вид представлен в 100 % описаний. *Prunella vulgaris*, *Plantago major* с обилием Sol—Sp присутствуют в 69 % описаний. Среди экологических групп преобладают мезофиты — 75 %, гигрофиты и мезогигрофиты составляют 14 и 8 % соответственно. По ценотической приуроченности максимально представлены луговые виды (50 %). Доля малолетников составляет 19 %. Сообщества дорожно-тропиночной сети отнесены к IV стадии антропогенной трансформации.

Обсуждение результатов

Синантропизация растительного покрова заповедных территорий по наблюдениям ряда авторов выражается во внедрении в состав флоры адвентивных растений — антропофитов, усилении позиции апофитов, формировании синантропных растительных сообществ на дорогах, тропах, около жилья.

По литературным данным (Нухимовская, 1984; Стародубцева, 1987; Горчаковский, Козлова, 1998), доля синантропных видов во флорах заповедников мо-

жет колебаться от 1 до 40 %. Меньше всего доля этой группы растений в заповедниках Севера, Дальнего Востока, гор Сибири и Кавказа, больше всего в заповедниках южно-таежной, лесостепной, степной и пустынной зон. Индекс адвентизации флоры особо охраняемых территорий составляет от 1.6 до 29.2 % (Соколов и др., 1997; Силаева, 2000, Урбанавичуте, 2003, Костина, 2003 и др.). Таким образом, можно утверждать что Висимский государственный заповедник принадлежит к числу охраняемых территорий с умеренным уровнем синантропизации флоры (19.7 %). Основу синантропной флоры составляют апофиты (индекс апофитизации — 87.2 %). Индекс адвентизации равен 2.5 %, что свидетельствует о незначительных изменениях естественной флоры Висимского заповедника в результате внедрения заносных видов.

Растительные сообщества Висимского государственного заповедника характеризуются разной степенью антропогенных изменений. В сообществах дорожно-тропиночной сети с высоким уровнем антропогенной трансформации наблюдается резкое снижение видового разнообразия по сравнению с остальными группами сообществ, значительный вклад синантропных видов в сложение общего проективного покрытия и надземной фитомассы. При среднем уровне антропогенной нагрузки, которое наблюдается в сообществах сенокосных лугов и сообществах, непосредственно прилегающих к кордонам, отмечено значительное увеличение видового разнообразия и общего проективного покрытия. Луговые и лугово-лесные виды преобладают в составе данных сообществ. При низком уровне антропогенной нагрузки сохраняется значительная доля лесных видов, что характерно для естественных лесных растительных сообществ заповедника. Было показано, что в меньшей степени изменены лесные и опушечно-лесные сообщества — I стадия трансформации. На втором месте сенокосные луга — II стадия трансформации. Растительные сообщества на территории кордонов отнесены к III стадии трансформации. Наиболее нарушенными являются сообщества дорожно-тропиночной сети — IV стадия трансформации. Таким образом, растительные сообщества дорожно-тропиночной сети заповедника являются синантропными, тогда как остальные группы относятся к разным стадиям синантропизированных растительных сообществ.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекта гранта № 02-04-49462) и фонда программы «Ведущие научные школы» (НШ № 2140.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. М. Некоторые методы и опыт изучения синантропизации флоры и растительности // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова, А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 5—7.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—15.

Горчаковский П. Л. Тенденция антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697—1714.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Горчаковский П. Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999. 156 с.

Горчаковский П. Л., Козлова Е. В. Синантропизация растительного покрова в условиях заповедного режима // Экология. 1998. № 3. С. 171—177.

Горчаковский П. Л., Коробейникова В. П. Формирование растительных сообществ антропогенных местообитаний на Полярном Урале // Экология. 1999. № 6. С. 403—410.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южно-таежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Урала. Свердловск, 1977. С. 52—137.

Грюнер Н. М. Систематический список сосудистых растений Висимского заповедника и прилежащих к нему территорий южно-таежного Среднего Урала // Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Урала. Свердловск, 1979. С. 5—32.

Костина В. А. Адвентивная флора заповедника «Пасвик»: (Мурманская обл.) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова, А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 56—57.

Марина Л. В. Сосудистые растения Висимского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР (оперативно-информационный материал комиссии АН СССР по координации исследований в заповедниках). М., 1987. 43 с.

Марина Л. В. Дополнения к флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела: 25 лет Висим. заповеднику. Матер. науч. конф. Тез. докл. Екатеринбург, 1996. С. 93—95.

Марина Л. В. К флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Матер. науч. конф. Екатеринбург, 2001. С. 162—165.

Нухимовская Ю. К. Антропогенные воздействия на заповедники и синантропизация флор как форма их проявления // Проблема охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. М., 1984. С. 47—50.

Силаева Т. Б. Значение флористических данных для оценки степени биологического загрязнения среды // Матер. V рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Ижевск, 1998). СПб., 2000. С. 307—311.

Соколов В. Е., Филонов К., Нухимовская Ю. Д., Шадрина Г. Д. Экология заповедных территорий России. М., 1997. 576 с.

Стародубцева Е. А. Синантропные элементы во флоре Воронежского биосферного заповедника // Проблемы современной биологии: Тр. 18-й науч. конф. молод. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 20—24 апр., 1987. М., 1987. Ч. 3. С. 126—128.

Телегова О. В., Юдин М. М. Новые и редкие виды флоры Висимского государственного биосферного заповедника // Биота горных территорий, история и современное состояние: Матер. конф. молод. ученых. Екатеринбург, 2002. С. 225—226.

Туганаев В. В., Пузырева А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья // Свердловск, 1988. 128 с.

Урбанавичуте С. П. Адвентивный элемент во флоре заповедника «Керженский» // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. / Под ред. В. С. Новикова, А. В. Щербакова. М.; Тула, 2003. С. 111—112.

Falinski J. B. Synanthropization of plant cover — an attempt to difine the nature of process and of the main fields of investigations // Phytocoenoesis. 1972. Vol. 1. N 3. Warszawa—Bialowieza. P. 157—170.

Kornas J. Man's impact upon the flora: processes and effects. Memorabilia zoologica. 1982. N 37. P. 11—29.

Willard B., Marr J. Effects of human activities on Alpin tundra ecosystems in Rocky Mountain National Park, Colorado // Biological Conservation. 1970. Vol. 2. N 4. P. 257—265.

SUMMARY

The anthropogenic changes of the flora and plant cover of the Visimsky Nature Reserve were investigated. The synanthropic flora numbers 86 species of vascular plants belonging to 68 genus from 23 families. The index of the reserve flora synanthropization is 19.7 %. The index of adventization is 2.5 %. The basis of the synanthropic flora is formed by species of local flora (apophytes). The vegetation of synanthropic habitats of the Visimsky Nature Reserve is characterized, and the degree of their anthropogenic transformation is estimated.

УДК 581.526.425 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© В. Ю. Нешатаева,[1] О. А. Чернягина,[2] И. В. Чернядьева[1]

РЕДКИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ТЕРМАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ РАЙОНА МУТНОВСКОГО ВУЛКАНА (ЮЖНАЯ КАМЧАТКА)

V. Yu. NESHATAYEVA, O. A. CHERNYAGINA, I. V. CZERNYADJEVA. RARE COMMUNITIES OF THE HOT SPRING SURROUNDINGS IN THE MUTNOVSKY VOLCANO AREA (SOUTHERN KAMCHATKA)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: val@VN1872.spb.edu
[2] Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6
E-mail: defens@mail. kamchatka.ru
Поступила 31.05.2004
Окончательный вариант получен 01.10.2004

Дана геоботаническая характеристика редких фитоценозов, изученных методом сплошных трансект на термальных полях Медвежьей группы горячих источников на склоне вулкана Мутновский. Описаны сообщества с участием редких и охраняемых видов сосудистых растений, мхов и лишайников (*Fimbristylis ochotensis*, *Agrostis geminata*, *Philonotis yezoana*, *Nardia assamica*, *Jungermannia evansii*, *Cladonia granulans* и др.). Охарактеризованы горизонтальная структура и экология термофильных сообществ, даны рекомендации по их охране.
Ключевые слова: термофильная растительность, ассоциации, редкие и охраняемые сообщества, Камчатка.

В последние годы заметно усилилось антропогенное воздействие на растительность п-ова Камчатка, которое привело к масштабным изменениям естественного растительного покрова в некоторых районах полуострова, в том числе на юго-востоке Камчатки. В связи с начавшимся освоением геотермальных месторождений Южной Камчатки (строительство Мутновской геотермальной электростанции (ГеоЭС) и автодороги) существенно возросло техногенное воздействие на флору и растительность региона. В связи с этим особо важным становится изучение уникальных фитоценозов термальных местообитаний, которые являются крайне уязвимыми к антропогенному влиянию. Актуальность таких исследований связана с необходимостью изучения процессов антропогенной трансформации растительности, организации мониторинга растительного покрова, а также с разработкой научных рекомендаций по созданию системы особо охраняемых природных территорий.

Первые сведения о растительности Южной Камчатки приведены Э. Хультеном (Hultén, 1927, 1974). Растительность крайнего юга полуострова охарактеризована также в работах В. Ю. Нешатаевой с соавт. (Нешатаева и др., 1997; Нешатаева, 2002; Флора..., 2002, и др.). Общая характеристика флоры и растительности района Мутновской ГеоЭС дана О. А. Чернягиной с соавт. (2003). Сведения о флоре и растительности некоторых термальных источников Камчатки и Чукотки содержатся в работах ряда авторов (Липшиц, 1936; Трасс, 1963; Катенин, 1981, 1998; Экосистемы..., 1981; Рассохина, Чернягина, 1982; Смазнова, 1982; Делемень, 1990; Нешатаева, 1994, 2002; Якубов, 1996; Нешатаева и др., 1997; Катенин, Резванова, 1998; Чернягина, 2000; Рассохина, 2002, и др.). Однако детального изучения растительных сообществ окрестностей термальных источников в районе Мутновского вулкана, представляющих особый научный интерес, до настоящего времени не проводилось.

Природные условия района исследований

Район исследований расположен в 70 км к югу от г. Петропавловска-Камчатского (между 52°31′ и 52°33′ с. ш. и между 158°11′ и 158°12′ в. д.) и находится в окрестностях действующего вулкана Мутновский, на правом берегу р. Фальшивая, в обширной межгорной депрессии между горами Скалистая и Двугорбая (рис. 1). Геоморфологически территория района исследований представляет собой наклоненное на восток горное плато, расположенное на высотах 780—820 м над ур. м., прорезанное каньонообразными долинами рек Мутновской, Фальшивой и Жировой. Над плато, образованном вулканогенными и вулканогенно-осадочными породами, возвышаются экструзивные купола, конусы и крупные стратовулканы. Склоны окружающих гор скалистые, часто встречаются каменные осыпи и россыпи, многочисленны снежники и снежники-перелетки, на вершинах гор отмечены ледники. Пологое днище межгорной депрессии расчленено разломами, по которым текут многочисленные ручьи, берущие начало от снежников. Р. Фальшивая течет в узком каньоне, с крутыми (30—50°) каменистыми склонами высотой 30—80 м (местами до 150 м). В настоящее время на территории района продолжается активное рельефообразование: вулканические извержения, эрозионные процессы, переотложение рыхлого материала. Развита водная эрозия, характерны оползни, мерзлотные и солифлюкционные явления. Изученная территория относится к районам высокой сейсмической опасности, возможны сильные землетрясения (до 9 баллов по шкале Рихтера). Район исследований является лавиноопасным: здесь отмечено 11 лавиносборов, т. е. участков, где образуются лавины. Сейсмические толчки обостряют высокую лавинную опасность. Вулканическая активность Северо-Мутновской вулкано-тектонической зоны проявляется также в виде выходов высокотемпературных парогазовых струй и горячих источников. Отмечено, что термальные поля и горячие источники приурочены к наиболее расчлененным участкам рельефа и обычно располагаются рядом с экструзивными и шлаковыми куполами (Вакин и др., 1976).

По климатическому районированию Камчатки (Кондратюк, 1974) изученная территория относится к району юго-восточного побережья Восточной приморской подобласти Камчатской климатической области. Климат морской, с продолжительной многоснежной умеренно-холодной зимой и коротким прохладным летом. Основным климатообразующим процессом является интенсивная циклоническая деятельность, определяющая более 70 % всех погодных явлений (Отчет..., 2002). Характерными особенностями климата являются обильные осадки, мощный снежный покров, сильные ветры, большое количество пасмурных дней, а также дней с туманами или метелями. Среднегодовая температура воздуха составляет –1.9 °С, средняя амплитуда температур воздуха около 20—25°. Средняя температура января-февраля –11—–13 °С. Абсолютный минимум — –30 °С.

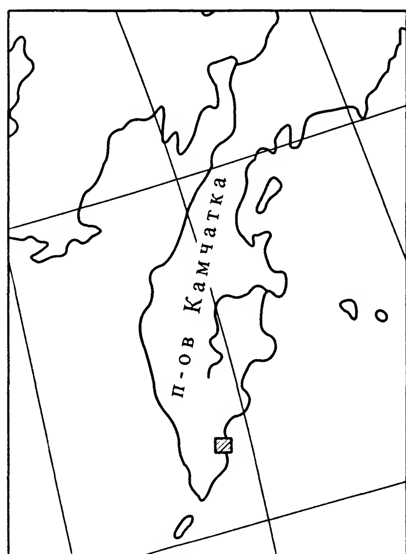


Рис. 1. Местоположение района исследований в юго-восточной части п-ова Камчатка.

Средняя температура июля—августа составляет +10—+11 °С. Среднегодовое количество осадков достигает около 2500 мм, из них 2/3 выпадает в виде снега. За теплый период выпадает около 800 мм осадков, за холодный — около 1600 мм. Зимой среднее количество дней со снегопадами составляет от 15 до 25 в месяц. Снежный покров сохраняется в течение 9 месяцев (с середине сентября по конец июня). Средняя высота снежного покрова — 274 см. На открытых участках мощность снежного покрова достигает 4 м, в понижениях рельефа — до 10 м. Глубина промерзания почвы не превышает 30—70 см. Зимой обычны метели, их повторяемость — до 70 дней. Летом часты туманы (12—13 дней в месяц). Продолжительность безморозного периода составляет 142 дня. Период активной вегетации (со среднесуточной температурой воздуха выше 10 °С) — 44 дня. Сумма активных температур не превышает 600—700°. В течение всего года преобладают северные и западные ветры (28 %), зимой их повторяемость увеличивается до 40 %. Характерны сильные ветры со средней скоростью 10—15 м/с (40 дней в году), нередки штормовые ветры с порывами до 40—50 м/с (Кондратюк, 1974; Отчет..., 2002).

Почвы в районе исследований горные вулканические тундровые, погребенно-гумусовые на щебнистом элювии. По гранулометрическому составу почвы легкие (пески и легкие супеси), сухие (влажность верхних горизонтов — 8—10 %). Органогенные горизонты характеризуются слабокислой реакцией и повышенной минерализацией, что связано с регулярным выпадением на поверхность почвы свежих вулканических пеплов. Вечная мерзлота отсутствует (Отчет..., 2002).

У восточного подножья г. Скалистая расположены Дачные термальные источники, разбросанные по крутым склонам глубоких эрозионных врезов, в тальвегах оврагов или сосредоточенные в днищах котловин, образованных фреатическими (подводными) взрывами. Выходы термальных вод прослеживаются широкой полосой на протяжении более 1 км и отчетливо подразделяются на 5 групп горячих источников. Нами изучен растительный покров территории одной из них — Медвежьей группы (рис. 2).

Термальные источники Медвежьей группы расположены в юго-западной части межгорной депрессии. Они занимают днище и нижние части склонов котловины, расположенной у подножия горы Скалистая. Дно котловины плоское, по нему протекают холодные ручьи, берущие начало за пределами термального поля. Термопроявления представлены многочисленными горячими источниками, термальными водяными и грязевыми котлами, паровыми струями, расположенными на приподнятых участках термального поля, а также термальными болотцами с небольшими теплыми озерками. Общая площадь прогретой поверхности составляет 12.2 тыс. м². Термальные воды Медвежьей группы источников характеризуются высоким содержанием ра-

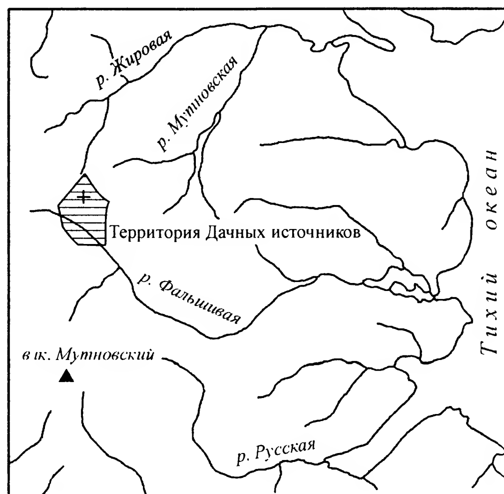


Рис. 2. Карта-схема расположения термальных источников в районе Мутновского вулкана.

+ — Медвежья группа термальных источников.

дона, средняя радиоактивность которого составляет 400—600 беккерелей на литр (максимальная радиоактивность — 1800 Бк./л — одна из наиболее высоких на Камчатке), их температура достигает 96—98 °С. Грунтовые воды залегают на глубине от 0.5 до 4.5 м (Вакин, 1996).

Флора и растительность

В результате наших исследований к флористическому списку, ранее приведенному для района Дачных термальных источников (Чернягина и др., 2003), добавились *Equisetim arvense* subsp. *boreale*, *Agrostis geminata*, *Eleocharis uniglumis*, *Eriophorum medium*, *Carex lindsii*, *Juncus biglumis*, *Lusula parviflora*, *L. arcuata* subsp. *unalaschkensis*, *Salix reptans*, *Cardamine regeliana*, *Saxifraga nelsoniana*, *Viola selkirkii*, *Taraxacum ceratophorum*. Еще один вид — *Agrostis pauzhetica* — приводится по сборам А. Н. Беркутенко. Таким образом, по новейшим данным, флора сосудистых растений в районе исследований представлена 204 видами, относящимися к 45 семействам. По числу видов ведущими семействами являются *Poaceae* (24 вида), *Asteraceae* (22), *Cyperaceae* (16), *Ericaceae* (15) и *Scrophulariaceae* (10). Состав флоры и спектр ведущих семейств — типичные для горных территорий Южного флористического района Камчатской флористической области. Специфической особенностью флоры района является наличие видов, нехарактерных для субальпийского пояса, которые приурочены исключительно к окрестностям термальных источников (*Botrychium robustum*, *Hypericum kamtschaticum*, *Oreorchis patens*, *Platanthera camtschatica*, *P. convallariifolia*, *P. ditmariana*, *Ribes dikuscha*, *Hippuris vulgaris*, *Drosera rotundifolia* и др.).

Бриофлора района Дачных термальных источников включает 109 видов мохообразных (39 печеночников и 70 видов листостебельных мхов) и характеризуется флористической обедненностью, по-видимому, обусловленной сильным антропогенным прессингом. Из состава флоры мохообразных выпадают ряд родов (*Dicranum*, *Aulacomnium*) и видов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidium rugosum*). Наиболее крупными семействами во флоре листостебельных мхов являются *Bryaceae* (15 видов) и *Polytrichaceae* (8 видов), виды которых в значительной степени приурочены к нарушенным местообитаниям, во флоре печеночных мхов — *Jungermanniaceae* (11 видов) и *Scapaniaceae* (6 видов). В окрестностях Медвежьей группы источников отмечен ряд чрезвычайно редких для России видов мохообразных, находящихся на северной границе распространения и встречающихся в районе Мутновского вулкана только в местах выходов термальных вод: *Marsupella adusta*, *Nardia assamica*, *Pohlia cardotti*, *Racomitrium muticum* и *Philonotis yezoana* (Чернядьева и др., 2005). Лихенофлора района исследований до настоящего времени детально не изучена.

Наиболее характерными элементами, слагающими растительный покров района, являются сообщества ольхового стланика (*Alnus kamtschatica*), разнотравные субальпийские луга и кустарничковые горные тундры. На высотах 800—900 м над ур. м. изредка встречаются небольшие куртины кедрового стланика (*Pinus pumila*), чередующиеся с горными тундрами. На щебнистых склонах отмечены горные лишайниковые тундры. Сообщества ольхового стланика встречаются на склонах различной крутизны и экспозиции и представлены ольховниками рододендроновыми (с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Rhododendron camtschaticum*), вейниковыми (*Calamagrostis langsdorffii*), манниковыми (*Glyceria alnasteretum*) и беднотравными. Высота яруса ольховника от 70—80 см до 1.5—2 м. В окрестностях термальных источников отмечены ольховники манниковые и вейниковые.

Горные кустарничковые тундры занимают пологие склоны плато и водоразделов. Наиболее широко распространены рододендроновые (*Rhododendron camtschaticum*) и ивковые (*Salix arctica*, *S. chamissonis*) тундры с *Oxytropis revoluta*, *Artemisia arctica*, *Vaccinium vulcanorum*, *Diapensia obovata.*

Субальпийские луга представлены разнотравно-гераниевыми (*Geranium erianthum*, *Cirsium camtschaticum*, *Saussurea pseudo-tilesii*, *Artemisia arctica*, *Calamagrostis langsdorffii*) и рододендроново-разнотравными (*Rhododendron camtschaticum*, *Phyllodoce aleutica*, *Geranium erianthum*, *Solidago spiraeifolia*, *Calamagrostis sesquiflora*, *Oxytropis revoluta* и др.) сообществами. Они приурочены к местообитаниям с хорошим увлажнением, встречаются на южных и юго-восточных склонах речных долин, по берегам горных ручьев, в ложбинах. В окрестностях тающих снежников встречаются нивальные группировки с участием *Primula cuneifolia*, *Lagotis glauca*, *Oxyria digyna*, *Sibbaldia procumbens*, *Saxifraga merkii*, *Phyllodoce aleutica*, *Carex eleusinoides*, *C. krascheninnikovii*, *Ranunculus nivalis* и др. К окрестностям горячих источников приурочены специфические термофильные сообщества и группировки.

Материал и методика

В августе 2002 г. сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН совместно с сотрудниками Камчатского филиала Тихоокеанского института географии (ТИГ) ДВО РАН, выполнявшими работы по комплексному экологическому мониторингу окрестностей Мутновской ГеоЭС, проведены маршрутные исследования флоры и растительности окрестностей Дачных источников и детальное геоботаническое обследование растительного покрова термального поля Медвежьей группы источников. Для привязки точек геоботанических описаний к географической координатной сетке, а также для определения абсолютной высоты местности использовали персональный навигатор GPS Garmin II Plus.

Геоботанические исследования на ключевом участке, заложенном в центральной и восточной части термального поля Медвежьей группы источников, проводили на сплошных линейных трансектах, которые располагали таким образом, чтобы они пересекали термальное поле вдоль температурного градиента (от выходов горячих источников до холодного ручья). На трансектах с помощью рамки Ипатова закладывали учетные площадки размерами 25 × 50 см (Ипатов, 2000; Методы..., 2002), расположенные подряд, без интервалов между ними, длинной стороной вдоль линии трансекта. На площадках проводили детальный учет флористического состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников, определяли проективное покрытие каждого вида, процент камней, ветоши и обнаженного грунта. С помощью почвенного термометра измеряли температуру корнеобитаемого слоя (на глубине 5 см). Всего было заложено 2 сплошных линейных трансекты общей протяженностью 41 м и выполнены детальные геоботанические описания термальных сообществ на 82 учетных площадках.

При камеральной обработке смежные площадки со сходной растительностью объединяли в единые контуры (фитоценозы) для дальнейшего анализа особенностей структуры растительного покрова. Микропояса термофильной растительности выделяли по соотношению проективного покрытия видов сосудистых растений и мхов, а также обнаженного субстрата (в процентах). Впервые явление микропоясности растительного покрова на термальных полях Камчатки было описано Х. Х. Трассом (1963), который различал «микрозоны» термальной растительности

в Долине Гейзеров. Впоследствии это явление подтверждено и другими исследователями структуры растительного покрова горячих ключей Камчатки и Чукотки (Катенин, 1981; Рассохина, Чернягина, 1982; Нешатаева, 1994; Нешатаева и др., 1997; Катенин, Резванова, 1998; Самкова, 2001, и др.).

Номенклатура синтаксонов дана в соответствии с рекомендациями Проекта Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Названия видов сосудистых растений приведены по сводке «Сосудистые...» (1985—1996), мохообразных — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992) и Н. А. Константиновой и др. (1992), лишайников — по А. Г. Микулину (1990).

Результаты и обсуждение

Растительные сообщества и группировки изучали в центральной и восточной частях термального поля Медвежьей группы источников. Многообразие термопроявлений, представленных термальными водяными и грязевыми котлами, озерками, парогазовыми струями, кипящими грифонами и горячими источниками, обусловливает разнообразие условий местообитания. Термальные местообитания представлены участками различной обводненности с различной температурой корнеобитаемого горизонта. В воде термальных озерков и котлов отмечены водорослево-бактериальные маты (плотные пленки толщиной около 5—6 мм), образованные термофильными видами бактерий, синезеленых и зеленых водорослей.

Трансекта 1 заложена в восточной, значительно обводненной части термального поля, между руслом ручья (температура воды 15.5 °С), протекающего через термальное урочище, и грифоном термального источника (с температурой 70 °С). Температура корнеобитаемого горизонта на площадках от 13.5 до 43 °С. Уровень грунтовых вод на трансекте варьирует от –1 до +2 см. Общая длина трансекты 22 м. Все изученные фитоценозы приурочены к хорошо увлажненным и переувлажненным местообитаниям. Растительный покров на всем протяжении трансекты сомкнутый, образованный сообществами с преобладанием вейника пурпурного (*Calamagrostis purpurea* s. l.), осоки носатой (*Carex rostrata*), фимбристилиса охотского (*Fimbristylis ochotensis*) и участием щучки сизой (*Deschampsia glauca*), полевицы парной (*Agrostis geminata*), болотницы одночешуйной (*Eleocharis uniglumis*), ситников (*Juncus filiformis*, *J. bufonius*), кипреев (*Epilobium glandulosum*, *E. palustre*, *E. hornemannii*) и др. (табл. 1).

По особенностям структуры растительного покрова на этой трансекте хорошо различимы 5 микропоясов: 1 — термофильные сообщества с преобладанием *Fimbristylis ochotensis* и участием *Deschampsia glauca* и *Agrostis geminata* на сильно прогретом субстрате (температура 40—43 °С) близ грифона термального источника; 2 — сообщества увлажненных прогретых местообитаний (температура 32—40 °С) с преобладанием *Deschampsia glauca*, *Calamagrostis purpurea*, *Eleocharis uniglumis* и участием *Agrostis geminata* и гигрофильных мхов, среди которых характерны *Pohlia wahlenbergii*, *Sphagnum girgensohnii*, *Philonotis fontana*; 3 — сообщества сильно обводненных местообитаний, образованные *Calamagrostis purpurea* и *Carex rostrata*; 4 — сообщества переувлажненных местообитаний с преобладанием *Calamagrostis purpurea*, *Epilobium palustre*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus filiformis*; 5 — сообщества антропогенно нарушенных местообитаний с участием *Juncus bufonius* на песчаном берегу ручья.

Трансекта 2 заложена в центральной, более дренированной части термального поля, между термальным котлом (с температурой 33.5° С) и прохладным ручь-

ТАБЛИЦА 1

Растительный покров термальных местообитаний Медвежьей группы, трансект 1 (ручей—горячий ключ)

Ярусы и виды	Номера учетных площадок																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Травяной ярус, покрытие, %	10	40	65	70	80	80	90	90	95	90	95	70	95	100	100	100	100	80	80	85	95	70
Juncus bufonius	10	10																				
Agrostis geminata		2																				
Plantago asiatica		1	2																			
Epilobium glandulosum		2		1																		
Juncus filiformis		1	10	7	5	10	7	5														
Equisetum arvense		+	5	10	5		1	1	1	+		1	1									
Epilobium palustre		10	3	1		10	10	3													1	
Eleocharis uniglumis	3	15	25	10		25	10	2														15
Deschampsia glauca		5	7	10	3																5	10
Calamagrostis purpurea		1	25	30	75	40	80	80	85	40	35	30	30	35	40	70	90	20	10	5	1	25
Carex rostrata										50	60	40	65	65	60	30	10	60	70	80	90	20
Cardamine regeliana																						
Fimbristylis ochotensis																						
Моховой ярус, покрытие, %	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pohlia wahlenbergii																						
P. nutans																						
P. annotina																						
Philonotis fontana																						
P. yezoana																						
Warnstorfia fluitans																						
Polytrichum jensenii																						
Bryum schleicheri																						
Nardia assamica																						
Jungermannia hyalina																						

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ярусы и виды	Номера учетных площадок																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Sphagnum girgensohnii																						
Dicranella cerviculata																						
Leptobryum pyriforme																						
Pogonatum urnigerum																						
Уровень грунтовых вод, см	−1	−1	−1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	−1	−1	−1	−1	−1	0	1	1	1	2
Температура, °С	16	14		13.5		15.5		16.5		16.5		18		18		18		19		23		26.5

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ярусы и виды	Номера учетных площадок																					
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Травяной ярус, покрытие, %	85	100	80	75	70	80	70	70	65	75	85	85	90	90	90	95	95	100	100	95	70	5
Juncus bufonius																						
Agrostis geminata																						
Plantago asiatica				70	65																	
Epilobium glandulosum			2									10	2			10	10	2				
Juncus filiformis																						
Equisetum arvense				2			1	2	1													
Epilobium palustre	5	1	2	3	2	1	5	2		3	5			1	2							
Eleocharis uniglumis	+	2	1		1	20	35	20	25	25	50	25	20	30	35	10	5					5
Deschampsia glauca	5	1	10	1	5	5	4	7		5	20	40	10	25	30	50	60	60	15	15	10	
Calamagrostis purpurea	75	95	70			60	30	30	35	40	10	10	60	35	25	20					20	
Carex rostrata								20														

Cardamine regeliana														2	3	+						
Fimbristylis ochotensis																	20	40	85	80	40	
Моховой ярус, покрытие, %	—	—	—	+	1	1	5	10	5	3	3	7	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
Pohlia wahlenbergii				+	+	1	5	1	+	2	1	5				3						
P. nutans							+		+	+	1	1				+						
P. annotina								+				+										
Philonotis fontana					+	+	+	3	2	1	1					2						
P. yezoana							+	+	+	+												
Warnstorfia fluitans					1	+		+	+													
Polytrichum jensenii							+	+	+	+	+					+						
Bryum schleicheri						+	+	+			+	+				+						
Nardia assamica						+	+		+	+	+					+						
Jungermannia hyalina						+	+	+		+		+										
Sphagnum girgensohnii								5	3													
Dicranella cerviculata									+		+	+										
Leptobryum pyriforme												+				+						
Pogonatum urnigerum												+										
Уровень грунтовых вод, см	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Температура, °С		30		27.5		29.5		32.5		31		32		34.5		40		42		40		43

ем (14.5 °C). Температура корнеобитаемого горизонта здесь существенно выше и составляет от 20.6 до 49.5 °C. Растительный покров образован зеленомошно-ситниковыми (с преобладанием *Juncus filiformis*, *Polytrichum jensenii*), щучковыми (с преобладанием *Deschampsia glauca*), печеночниково-щучковыми, фимбристилисовыми и моховыми сообществами (табл. 2). Растительный покров на трансекте довольно неоднороден, что объясняется различными условиями увлажнения и различным температурным режимом.

По особенностям структуры растительного покрова на данной трансекте можно выделить 7 микропоясов: 1 — печеночниковые ковры, формирующие сплошной бордюр вокруг кипящего водяного котла, в зоне постоянного воздействия брызг термальной воды, образованные *Cephalozia bicuspidata*, *Nardia assamica*, *Jungermannia hyalina*, *J. evansii* с участием ситника *Juncus filiformis*; 2 — сообщества и микрогруппировки на переувлажненных местообитаниях с преобладанием мхов — *Polytrichum jensenii* и *Warnstorfia fluitans* (на обводненных участках) и значительным покрытием *Juncus filiformis*; 3 — моховые ковры, образующие бордюры вокруг участков с максимальным прогревом субстрата, с преобладанием *Polytrichum jensenii*, *Dicranella cerviculata*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum schleicheri*, *B. pseudotriquetrum* и участием *Juncus filiformis* (до 8 %); 4 — синузии термофильных бактерий и синезеленых водорослей на максимально прогретых участках с температурой субстрата около 50° С (высшая растительность отсутствует); 5 — мохово-лишайниковые группировки на менее прогретых дренированных субстратах с преобладанием редкого и охраняемого лишайника *Cladonia granulans*, участием *Bryum schleicheri* (до 10 %) и щучки *Deschampsia glauca*; 6 — щучковые сообщества на участках с умеренным прогревом (до 30° С) при участии мхов (*Polytrichum jensenii*), печеночников (*Cephalozia bicuspidata*, *Nardia assamica*) и лишайника (*Cladonia granulans*); 7 — щучково-печеночниковые сообщества на увлажненных участках с довольно высокой температурой субстрата (31—41 °C); преобладают в травяном ярусе *Deschampsia glauca*, в моховом — *Cephalozia bicuspidata*, *Nardia assamica*, *Jungermannia hyalina*, *J. evansii*, *Scapania uliginosa* (общее покрытие печеночников до 40 %).

В пределах 5-го микропояса на хорошо прогретом, увлажненном субстрате (с температурой 30—33 °C) отмечено лишайниково-зеленомошно-фимбристилисовое сообщество с преобладанием в травяном ярусе *Fimbristylis ochotensis* (20 %), участием *Juncus filiformis* (5 %) и *Deschampsia glauca* (1 %). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Cladonia granulans* (15 %), *Dicranella cerviculata* (10 %), *Bryum schleicheri* (10 %), *B. pseudotriquetrum* (1 %), *Leptobryum pyriforme* (1 %).

При максимальном прогреве субстрата (более 45—50 °C) высшие растения отсутствуют. Близ термальных котлов при сильном обводнении и значительном прогреве почвы (30—35 °C) обильна *Warnstorfia fluitans*, также отмечена ветошь *Polytrichum jensenii* и *Warnstorfia fluitans*. На незадернованных участках обильны виды листостебельных мхов, характерные для обнаженных субстратов (*Dicranella cerviculata*, *Leptobryum pyriforme*). На трансекте 2 растительный покров мозаичен, образован преимущественно набором микрогруппировок, синузий и фрагментов фитоценозов, не сформированных в растительные сообщества. Формированию и развитию растительных сообществ здесь препятствуют нестабильные гидрологический и гидротермический режимы, а также постоянное воздействие неблагоприятных гидрохимических факторов. Микропояса 3—5 характеризуются значительной долей обнаженного субстрата (до 90—95 %) с отдельными камнями, щебнистыми россыпями и корочками возгонов (соединений тяжелых металлов и самородной серы).

ТАБЛИЦА 2

Растительный покров термальных местообитаний Медвежьей группы, трансект 2 (термальный котел—ручей)

Ярусы и виды	Номера учетных площадок																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Травяной ярус, покрытие, %	50	40	25	35	60	30	1	—	—	60	10	10	3	1	30	8	—	—
Juncus filiformis	50	40	25	35	60	30	<1			60	10	10	1	1	30	8		
Calamagrostis purpurea							<1				<1	1						
Deschampsia glauca													<1		1			
Fimbristylis ochotensis													1					
Eleocharis uniglumis																		
Epilobium hornemannii																		
Лишайниково-моховой ярус, %	75	60	70	25	5	50	95	75	80	15	25	55	95	80	50	25	—	—
Polytrichum jensenii	+	60	70	25	5	50	95	50	70		15	40	90	75	40	15		
Warnstorfia fluitans					5	3	1	25	10	15	10	15						
Bryum schleicheri													3	5	10			
B. pseudotriquetrum													+	+	1			
Dicranella cerviculata															+	10		
Cephalozia bicuspidata	20														1			
Nardia assamica	20																	
Jungermannia hyalina	20													+	3			
J. cf. *evansii*	15														+			
Scapania uliginosa	+																	
Pohlia nutans														+	+			
P. wahlenbergii															+	+		
Pohlia annotina															+	+		
Leptobryum pyriforme															1	1		
Sphagnum fimbriatum																		
S. girgensohnii																		
Cladonia granulans																		
Ветошь мхов, %											50	15	4	20	15			
Водоросли и бактерии, %																	15	5
Обнаженный субстрат, %														1		75	85	95
Вода, покрытие, %	1							1			10							
Температура, °C	20.6	22.7	24.2	24.3	23.2	25.7	28 6	28.2	28.3	21.7	30.5	26.5	29.3	31.5	26.7	27.7	49.5	38

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ярусы и виды	Номера учетных площадок																			
	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Травяной ярус, покрытие, %	15	25	10	30	40	45	35	45	15	20	2	10	60	50	40	20	30	30	40	15
Juncus filiformis	15	5																3		
Calamagrostis purpurea													2							
Deschampsia glauca		1	8	30	40	45	35	45	15	20	2	10	55	50	40	20	30	25	40	15
Fimbristylis ochotensis		20	3			1	1						3							
Eleocharis uniglumis													1	1						
Epilobium hornemannii														+						
Лишайниково-моховой ярус, %	20	20	55	30	15	10	20	8	8	10	1	—	7	10	30	40	35	40	35	30
Polytrichum jensenii	2	+		+	5	3	10	5					2	1		+			+	+
Warnstorfia fluitans													2	1		2	1	+	+	
Bryum schleicheri	15	10	3	10	+		1		3	5	1				+					
B. pseudotriquetrum	1	1		+					+	+										
Dicranella cerviculata	5	10					1	+	+					+		+		+		
Cephalozia bicuspidata						+	7	+					+	5	10	3	3	5	5	5
Nardia assamica						5	3	1					3	5	10	15	15	15	10	10
Jungermannia hyalina													+	+	5	15	7	10	10	10
J. cf. *evansii*															+	5	5	5	5	3
Scapania uliginosa															5	1	5	5	5	1
Pohlia nutans	+			+																
P. wahlenbergii											+		+							
Pohlia annotina													+							
Leptobryum pyriforme	1	1					+	+								+		+		
Sphagnum fimbriatum																			+	
S. girgensohnii																			+	
Cladonia granulans		15	50	20	10			2	5	5										
Ветошь мхов, %			5	10	10	20	15	40	25	15	5			30						
Водоросли и бактерии, %	5																			
Обнаженный субстрат, %	60	40	30	30	50	25	20	5	50	55	90	90	30	10		40	25	30	25	15
Вода, покрытие, %																				40
Температура, °C	35	30.5	32.6	29.1	26.2	26.6	26.6	25.9	26.4	28	25.7	26.4	31	31.5	28.2	31	33	35	35.6	41

Фитоценотическое разнообразие на первой трансекте представлено сообществами формаций Calamagrostideta purpureae, Magnocariceta, Fimbristyleta. На второй трансекте — сообществами формаций Junceta filiformis, Deschampsieta glaucae и Fimbristyleta.

Сообщества формации вейника пурпурного (Calamagrostideta purpureae) широко распространены на Камчатке. На термальных местообитаниях в окрестностях Нижне-Кошелевских горячих источников (Южно-Камчатский заказник) описана асс. Calamagrostidetum purpureae thermalis (Нешатаева и др., 1997; Нешатаева, 2002).

Крупноосочники из осоки носатой (асс. Magnocaricetum caricoso rostratae calamagrostidosum purpureae) часто встречаются на сырых лугах, низинных и переходных болотах в различных районах Камчатки. В окрестностях Медвежьей группы термальных источников сообщества этой ассоциации приурочены к умеренно-прогретым участкам с температурами корнеобитаемого слоя от 16.5 до 23 °С и связаны с обильно увлажненными местообитаниями. Термофильные крупноосоковые сообщества формации Magnocariceta, но с преобладанием осоки придатконосной (*Carex appendiculata*) — асс. Magnocaricetum caricosum appendiculatae thermalis — описаны на Паужетских (Трулевич, Плотникова, 1974) и Нижне-Кошелевских источниках (Нешатаева и др., 1997), они также отмечены на термальных полях Долины Гейзеров (Рассохина, 2002).

Сообщества формации ситника нитевидного (Junceta filiformis) широко распространены на Камчатке, обычно они приурочены к берегам рек и ручьев, заболоченным местообитаниям, часто встречаются на термальных полях. Термофильные сообщества, образованные ситником нитевидным, описаны на Верхне-Кошелевских горячих ключах (Нешатаева, 2002), отмечены в Южно-Камчатском заказнике (Якубов, 2002) и Кроноцком заповеднике (Якубов, 1997; Рассохина, 2002). Сообщества с преобладанием ситника нитевидного и ужовника термального (*Ophioglossum thermale*) — асс. Juncetum filiformis ophioglossosum thermalis — описаны на Малых Тюшевских Ключах (Нешатаева, 1994).

Сообщества формации щучки сизой (Deschampsieta glaucae) встречаются на Камчатке в поясе горных тундр по берегам ручьев, на галечниках и песчаных склонах. Отмечены у горячих источников Южно-Камчатского заказника (Якубов, 2002) и Кроноцкого заповедника (Якубов, 1996; Рассохина, 2002).

Особый интерес представляют сообщества формации Fimbristyleta ochotensis, образованные фимбристилисом охотским (*Fimbristylis ochotensis* (*Cyperaceae*)) — эндемом горячих источников Камчатки.

Редкие растительные сообщества и их охрана

Исследования растительного покрова на ключевом участке и сравнение изученных сообществ термальных местообитаний с другими таковыми Южной и Восточной Камчатки позволили выявить редкие растительные сообщества, нуждающиеся в особой охране.

Теоретические основы охраны растительных сообществ разработаны Е. М. Лавренко (1971), который отмечал, что наличие редких видов, особенно в статусе доминантов и содоминантов, является одним из главнейших критериев охраны сообществ. Кроме того, он подчеркивал необходимость охраны фитоценозов, находящихся на границе своего ареала. Принципы выделения фитоценозов, подлежащих охране, были разработаны также С. М. Стойко (1983). Руководствуясь предложенными им критериями, термофильные сообщества следует отно-

сить к группе уникальных и включать их в 1-ю и 2-ю фитосозологические категории раритетных фитоценозов. Мы также учитывали критерии, сформулированные В. П. Седельниковым (1996) при создании «Зеленой Книги Сибири», а также признаки редкости растительных сообществ, разработанные для юга Дальнего Востока (Крестов, Верхолат, 2003). Основными мотивами охраны растительного сообщества являются его научная значимость и наличие редких видов (эндемичных, реликтовых, занесенных в Красную Книгу).

В окрестностях Дачных источников отмечено 6 редких и охраняемых видов сосудистых растений (*Oreorchis patens*, *Platanthera camtschatica*, *Fimbristylis ochotensis*, *Agrostis pauzhetica*, *Agrostis geminata*, *Ribes dikuscha*) и один редкий вид лишайников (*Cladonia granulans*), занесенных в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988). Эти виды находятся на верхнем пределе своего высотного распространения, в условиях сильного антропогенного воздействия и нуждаются в особой охране.

Наибольший интерес на термальных полях Дачных источников представляют растительные сообщества с преобладанием *Fimbristylis ochotensis* (*Cyperaceae*). Фимбристилис охотский — однолетник, облигатный термофит, эндем Камчатки, вид с сокращающимся ареалом (Чернягина, Рассохина 1990). Занесен в Красную книгу РСФСР и Красную книгу России (1988, 2000), в список редких и охраняемых растений Камчатской обл. (Редкие..., 1993). Встречается исключительно у выходов горячих ключей, у ручьев с температурой воды около 50—70 °С и на термальных площадках; на Камчатке известен из 19 местонахождений (Якубов, Чернягина, 2004). Произрастает на открытых осветленных участках, не выдерживает затенения (Чернягина, Рассохина, 1990). Обычно формирует монодоминантные сообщества, реже — сообщества с участием других видов.

На термальных полях Медвежьей группы источников описаны 2 редкие ассоциации с преобладанием фимбристилиса охотского.

Асс. Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae — фимбристилисово-сизощучковая

Асс. Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulantis — фимбристилисово-мохово-кладониевая.

Синтаксономия. Асс. Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae вместе с асс. Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulantis и асс. Fimbristyletum ochotensis относятся к эндемичной Камчатской формации Fimbristyleta ochotensis. Близкая асс. Fimbristyletum ochotensis впервые описана в Долине Гейзеров под названием «термальный фитоценоз *Fimbristylis ochotensis*» (Рассохина, Чернягина, 1982).

Синморфология. В сообществах асс. Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae покрытие фимбристилиса охотского составляет 40—80 %, он образует густые дерновинки высотой до 10—15 см. Обильна *Deschampsia glauca* (покрытие 10—50 %), иногда встречается *Calamagrostis purpurea* (20 %), единично отмечен *Epilobium glandulosum* (2 %). Моховой ярус не выражен. В сообществах асс. Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulantis покрытие фимбристилиса охотского составляет 20—25 %, он образует дерновинки высотой до 10 см, встречается ситник нитевидный — *Juncus filiformis* (5 %), единично отмечена щучка сизая — *Deschampsia glauca* (1 %). В мохово-лишайниковом ярусе (20 %) обильны *Cladonia granulans* (15 %), *Dicranella cerviculata* (10 %), *Bryum schleicheri* (10 %), единично встречен *Polytrichum jensenii.*

Синэкология. Сообщества асс. Fimbristyletum ochotensis deschampsiosum glaucae встречаются на хорошо увлажненной, прогретой почве с температурой корнео-

битаемого слоя от 40 до 60 °С. Часто образуют бордюры у выходов термальных вод, иногда встречаются на сухих термальных лужайках. На изученном ключевом участке фимбристилис достигает наиболее высокого проективного покрытия при температуре субстрата 42—43 °С. Сообщества асс. Fimbristyletum ochotensis hylocomioso-cladoniosum granulantis встречаются на умеренно-прогретой почве с температурой около 30—33 °С.

Синдинамика. Время самоподдержания сообществ обусловлено длительностью существования термальных источников. По мере ослабления очага вулканической активности и исчезновения гидротермопроявлений термальные источники постепенно остынут, и растительный покров на термальных полях будет сменяться окружающими фитоценозами — субальпийскими разнотравными лугами и сообществами ольхового стланика.

Географическое распространение. Ареал ассоциаций определяется ареалами основных ценозообразователей. Фимбристилис охотский встречается на термальных ключах южной, юго-западной, юго-восточной, восточной и западной Камчатки. Известно 19 местонахождений этого вида (Елизовский, Усть-Большерецкий, Усть-Камчатский, Тигильский районы). На сольфатарах и термальных полях Японии встречается близкий вид *Fimbristylis dichotoma* var. *annua*, формирующий монодоминантные сообщества (Ohba, 1975). На юге Дальнего Востока России встречаются 5 видов этого южноазиатского и австралийского субтропического рода, насчитывающего около 300 видов (Сосудистые..., 1988). Ареал кладонии зернышковой (*Cladonia granulans*) включает Камчатку, Курильские острова, Японию, Северную Америку (Аляску, Вайоминг). На Камчатке этот вид известен из Долины Гейзеров, кальдеры Узон, окрестностей вулкана Центральный Семячик (Микулин, 1993) и с термальных полей Малых Киреунских ключей (Чернягина, Кириченко, 2003), встречается преимущественно на термальных вулканических почвах (Трасс, 1978).

Основные дестабилизирующие факторы: антропогенное воздействие, значительные нарушения напочвенного покрова, рекреация. Термофильные сообщества находятся в зоне строительства Мутновской ГеоЭС и подвержены значительному рекреационному и техногенному воздействию.

Мотивы охраны. Сообщества ассоциаций отражают историю формирования растительного покрова Камчатки, образованы эндемичным видом, сокращающим свой ареал, внесенным в Красную Книгу РСФСР, и являются местообитанием редких и охраняемых видов сосудистых растений. На необходимость строгой охраны сообществ фимбристилиса охотского указывали многие авторы (Харкевич, Качура, 1981; Рассохина, Чернягина, 1982; Чернягина, Рассохина, 1990; Харкевич, 1993; Якубов, 1997; Чернягина, 2000; Якубов, Чернягина, 2004, и др.).

Заключение

Структура растительного покрова изученных термальных местообитаний зависит от температуры субстрата, степени увлажненности местообитаний, химического состава почв и термальных вод, а также от типа и характера термопроявлений. На хорошо прогретых и влажных местообитаниях преобладают термальные сообщества с участием *Fimbristylis ochotensis*, *Deschampsia glauca*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus filiformis* и печеночных мхов. При сильном прогреве субстрата (температура выше 40—50 °С) высшие растения отсутствуют. На сильно увлажненных участках обильны *Juncus filiformis*, осоки и мхи — *Polytrichum jensenii* и *Warhstorfia fluitans*. На участках с обнаженной почвой (возможно, связанных с воздействием хи-

мических реагентов) обильны мхи обнаженных субстратов — *Dicranella cervicula-ta*, *Bryum schleicheri*, *Leptobryum pyriforme*. На обводненных участках преобладают гигрофиты (вейник, ситники, осоки, болотница, виды кипрея), мохообразные отсутствуют. В зоне умеренного нагрева на каменистых субстратах встречаются группировки с участием *Nardia assamica*, *Cephalozia bicuspidata* и высоким обилием *Cladonia granulans*. Всего в составе описанных термальных сообществ и группировок встречено 35 видов растений: отмечено 14 видов сосудистых растений, 5 — видов печеночных мхов, 15 — листостебельных мхов и 1 — лишайник. Среди них имеется ряд редких видов: *Fimbristylis ochotensis*, *Agrostis geminata*, листостебельный мох *Philonotis yezoana*, известный в России только из окрестностей Нижне-Кошелевских термальных источников Южной Камчатки и имеющий основной ареал в Восточной Азии и Северной Америке; печеночные мхи *Nardia assamica* и *Jungermannia evansii*; лишайник *Cladonia granulans*, внесенный в «Красную книгу России».

За период развития Мутновского геотермального месторождения (с 1970-х годов) и строительства ГеоЭС (с 1999 г.) все группы Дачных термальных источников были затронуты антропогенным воздействием. В непосредственной близости от Медвежьей группы источников были пробурены скважины, в связи с чем в настоящее время термальная активность сместилась на восток термального поля, где возникли мощные кипящие котлы (Вакин, 1966). После начала буровых работ (в 2001 г.) неподалеку от источников Медвежьей группы образовался подпрудный технологический водоем, изменился гидрологический режим почв, затоплен ряд фумарол и местообитаний редких видов и сообществ (Чернягина, Кириченко, 2003). В настоящее время южный и юго-западный склоны котловины завалены грунтом, сдвинутым бульдозерами при строительстве Мутновской ГеоЭС. Ручей, протекающий по термальному полю в его северной части, засорен бытовыми отходами. В связи с постройкой автодороги и увеличением потока туристов и экскурсантов многократно усилилась рекреационная нагрузка на термальные местообитания.

Однако, несмотря на это, термофильная растительность территории Медвежьей группы источников сохранила свои характерные флористические и фитоценотические особенности и нуждается в срочных мероприятиях по охране. Необходимо сохранение всех групп Дачных термальных источников как памятников природы регионального значения и проведение постоянных наблюдений за состоянием и динамикой фитоценозов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Д. Е. Гимельбранту (СПбГУ), В. И. Золотову (ГБС), А. Д. Потемкину (БИН РАН), Н. С. Пробатовой и В. В. Якубову (Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН), оказавшим большую помощь в определении отдельных образцов сосудистых растений, печеночных мхов и лишайников.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49593).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вакин Е. А. Состояние естественных выходов термоминеральных вод и пара на территории Мутновского месторождения парогидротерм после завершения разведки. Аналитическая записка. Архив Камчатоблкомприроды. Петропавловск-Камчатский, 1996. С. 1—24.

Вакин Е. А., Кирсанов И. Т., Кирсанова Т. П. Термальные поля и горячие источники Мутновского вулканического района // Гидротермальные системы и термальные поля Камчатки. Владивосток, 1976. С. 85—114.

Делемень И. Ф. Изменения в структуре растительного покрова при эксплуатации Паужетского геотермального месторождения // Вопросы географии Камчатки. 1990. Вып. 10. С. 121—126.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa, 1992. № 1—2. Т. 1. С. 1—85.

Ипатов В. С. Методы описания фитоценозов. СПб., 2000. 55 с.

Катенин А. Е. Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских термальных источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 41—77.

Катенин А. Е. Анализ флоры Кукуньских горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн 1998. Т. 83. № 12. С. 38—52.

Катенин А. Е., Резванова Г. С. Очерк флоры и растительности района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 15—27.

Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М., 1974. 204 с.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1—2): С. 87—127.

Красная книга России: правовые акты. М., 2000. 143 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 478 с.

Крестов П. В., Верхолат В. П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток, 2003. 198 с.

Лавренко Е. М. Об охране ботанических объектов в СССР // Вопросы охраны ботанических объектов. Л., 1971. С. 6—13.

Липшиц С. Ю. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки // Бюл. МОИП. 1936. Т. 45. № 2. С. 143—158.

Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток, 1990. 128 с.

Микулин А. Г. Лишайники // Редкие виды растений Камчатской области и их охрана. Петропавловск-Камчатский, 1993. С. 200—221.

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62—70.

Нешатаева В. Ю. Растительные группировки окрестностей горячих ключей // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка): Тр. БИН РАН. 1994. Вып. 16. С. 195—201.

Нешатаева В. Ю. Растительность термальных местообитаний // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчат. фил. Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. 2002. Вып. 3. С. 218—228.

Нешатаева В. Ю., Чернядьева И. В., Нешатаев В. Ю. Растительный покров территории Нижне-Кошелевских термальных источников (Южная Камчатка) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 65—79.

Отчет о выполнении работ по комплексному экологическому мониторингу в районе строящейся Мутновской ГеоЭС. Рукопись. Архив Камчатского ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский, 2002. 188 с.

Рассохина Л. И., Чернягина О. А. Фитоценозы термалей Долины Гейзеров // Структура и динамика растительности и почв в заповедниках РСФСР. М., 1982. С. 51—62.

Рассохина Л. И. Флора и растительность // Растительный и животный мир Долины Гейзеров. Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 32—48.

Редкие виды растений Камчатской области и их охрана / Под ред. Н. Г. Клочковой. Петропавловск-Камчатский, 1993. 245 с.

Самкова Т. Ю. Экологический анализ пространственного размещения растительных сообществ на территории геотермального поля // Социоэкономические и экологические проблемы устойчивого развития территорий с уникальными и экстремальными природными условиями: Матер. Междунар. конф. (Петропавловск-Камчатский, 22—25 мая 2001 г.). Петропавловск-Камчатский, 2001. С. 174—176.

Седельников В. П. Принципы выделения и паспортизации нуждающихся в охране редких и исчезающих растительных сообществ // Зеленая Книга Сибири / Под ред. акад. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск, 1996. С. 13—17.

Смазнова В. П. Геоботанические признаки термопроявлений Камчатки // Вопросы географии Камчатки. 1982. Вып. 8. С. 76—78.

Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л.; СПб., 1985—1996. Т. 1—8.

Стойко С. М. Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1574—1583.

Трасс Х. Х. О растительности окрестностей горячих ключей и гейзеров долины реки Гейзерной полуострова Камчатки // Исследование природы Дальнего Востока. Таллин, 1963. С. 112—146.

Трасс Х. Х. Семейство *Cladoniaceae* // Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л., 1978. С. 7—79.

Трулевич Н. В., Плотникова Л. С. Растительный покров бассейна реки Паужетки // Ботанико-географические районы СССР: перспективы интродукции растений. М., 1974. С. 42—52.

Флора и растительность Южной Камчатки / Под ред. В. Ю. Нешатаевой // Тр. Камчат. фил. Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. 2002. 300 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Харкевич С. С. Сосудистые растения // Редкие виды растений Камчатской области и их охрана. Петропавловск-Камчатский, 1993. С. 8—135.

Чернягина О. А. Флора термальных местообитаний Камчатки // Тр. Камчат. ин-та экологии и природопользования. 2000. Вып. 1. С. 198—227.

Чернягина О. А., Кириченко В. Е. Некоторые результаты мониторинга растительного покрова в районе Мутновской ГеоЭС (Южная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 18—19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский, 2003. С. 180—184.

Чернягина О. А., Рассохина Л. И. Фимбристилис охотский // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1990. С. 35—45.

Чернягина О. А., Якубов В. В., Новикова О. О. Флора и растительность района строящейся Мутновской геотермальной станции (Камчатка) // Комаровские чтения. Вып. 49. Владивосток, 2003. С. 30—51.

Чернядьева И. В., Потемкин А. Д., Золотов В. И. Мохообразные окрестностей Мутновских горячих источников (Южная Камчатка, Российский Дальний Восток) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 23—39.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова / Под ред. Б. А. Юрцева. Л., 1981. 144 с.

Якубов В. В. Материалы к флоре горячих источников Кроноцкого заповедника (Камчатская область) // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 42. С. 69—78.

Якубов В. В. Сосудистые растения Кроноцкого биосферного заповедника (Камчатка). Владивосток, 1997. 100 с.

Якубов В. В. Сосудистые растения Южно-Камчатского заказника // Флора и растительность Южной Камчатки. Тр. Камчат. фил. Тихоокеанского ин-та географии ДВО РАН. 2002. Вып. 3. С. 36—72.

Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки. Сосудистые растения. Петропавловск-Камчатский, 2004. 164 с.

Hultén E. Flora of Kamchatka and the adjacent islands // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. 1927. Ser. 3. Bd 5. N 1. 346 p.

Hultén E. The plant cover of Southern Kamchatka // Arkiv för Botanik utgivet av Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. Andra serien. 1974. Bd 7. Hf. 2—3. S. 181—257.

Ohba T. Synthaxonomischer Uberblick über die japanischen Solfataren-Pflanzengesellschaften // Phytocoenologia. 1975. Bd 2. S. 262—292.

SUMMARY

The plant communities of the Mutnovsky Volcano hot springs area (Southern Kamchatka) were studied by means of sample plots (20 × 50 cm) located in the key area along two transects. Two rare associations were described: Fimbristyletum ochotensis deshampsiosum glaucae and Fimbristyletum ochotensis hylocomioso — cladoniosum granulantis. The species composition in the plant communities was studied. Some rare and protected species of vascular plants, mosses, liverworts and lichens were abundant there (*Fimbristylis ochotensis*, *Agrostis geminata*, *Eleocharis uniglumis*, *Philonotis yezoana*, *Nardia assamica*, *Jungermannia evansii*, *Cladonia granulans*, etc.). Vegetation cover structure, community ecology and dynamics were analysed. The preservation of the rare plant communities was recommended, with principles of the community preservation given.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.15 : 582.542

© В. П. Амельченко

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *POLYGONATUM* (*CONVALLARIACEAE*) ИЗ СИБИРИ

V. P. AMELCHENKO. NEW TAXA OF THE GENUS *POLYGONATUM* (*CONVALLARIACEAE*) FROM SIBERIA

Сибирский ботанический сад Томского государственного университета
634050 Томск, пр. Ленина 36
Тел./Факс (382-2) 52-97-98
E-mail: sbg@inet.tsu.ru
Поступила 14.05.2004
Окончательный вариант получен 06.12.2004

Описаны новые разновидности: *Polygonatum humile* var. *krylovii* Ameljcz. et Malachova и *P. odoratum* var. *triploideum* Ameljcz. et Malachova, а также новые формы *P. humile* var. *krylovii*: f. *ovatum* Ameljcz. и *f. angustifolium* Ameljcz. Приведен ключ для их определения.

Ключевые слова: новые разновидности и формы, Сибирь, диплоидная, триплоидная формы, *Polygonatum*.

Изучение купен *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim. и *P. odoratum* (Mill.) Druce в природных популяциях на юге Томской обл. и в культуре в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (СибБС ТГУ) показало, что в природе у обоих видов существуют наряду с типичными диплоидными формами и полиплоидные, сочетающие признаки обоих видов (Малахова и др., 1998, 2000). Они различаются не только числом хромосом, но и морфологией листа, биологией развития, а также экологической специализацией. Ареалы двух видов *P. humile* и *P. odoratum* в Томской обл. перекрываются. В местах контакта обнаружены гибридогенные хромосомные формы, которые имеют интенсивное вегетативное размножение и низкую завязываемость плодов: ежегодно отмечается быстрое опадение плодов. Наблюдения за образцами, перенесенными в культуру, и за природными популяциями на юге Томской обл., а также изучение гербарных фондов по Западной и Восточной Сибири в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского университета показали, что можно описать новые таксоны (разновидности и формы) у обоих видов. Они различаются по морфологическим признакам и числу хромосом.

1. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce.

a) *Polygonatum odoratum* var. *odoratum*. — Растения 47—70 см выс., побеги поникающие. Листовая пластинка крупная, 10—12 см дл., 6—8 см шир., овальная или ланцетовидная, снизу сизая, сверху матовая, зеленая; старые листья обычно с лиловыми или пурпурными пятнами различной конфигурации; число жилок от 60 до 90; листья голые, реже снизу с круглыми железками. Лопасти венчика без волосков; тычиночные нити голые. Плоды крупные, округлые, черно-синие. 2n = 20.

Обитает в смешанных или березовых лесах. Распространена в Европе, Сибири и на Дальнем Востоке.

У типовой разновидности выделяют 2 формы по размерам и форме листа:

Polygonatum odoratum var. *odoratum* f. *dilatatum* Kryl. 1929, Фл. Зап. Сиб., 3 : 652.

Polygonatum odoratum var. *odoratum* f. *falcatum* Ameljcz. 2000, Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 91 : 24.

b) **Polygonatum odoratum var. triploideum Ameljcz. et Malachova var. nov.** — Plantae 30—45 cm alt.; folia 6—10 cm lg., 2—4 cm lt., elongato-lanceolata, supra glabra, subtus sparse pilosiuscula, pilis nervalis, nervis 65—70; nervo mediano aculeato sparse. Filamenta pubescentia spiniformi. Flores petalis glabris. Fructus practice hand vel parum maturescentes. 2n = 30.

Typus: «Provincia Tomsk, in vicinis urb. Tomsk „Potapovy luczkii", in silva mixta, 30 VI 1987, V. Ameljczenko, O. Truschljakova» (LE, isotypus TK).

Affinitas. A varietate typical foliis elongate-lanceolatis pubescentia minutissima, fere pruiniformi, ad nervos dispositi et 2n = 30 differt.

Растения 30—45 см выс., листья 6—10 см дл., 2—4 см шир., жилок 65—70; средняя жилка слабо шиповатая. Тычиночные нити с шипиками. Кончики лепестков голые. Плоды практически не созревают, опадают (см. рисунок), 2n = 30.

Тип: «Томская обл., окр. г. Томска, Потаповы лужки, смешанный лес, 30 VI 1987, В. Амельченко, О. Трушлякова» (LE, изотипы TK).

Родство: Отличается от типовой разновидности удлиненно-ланцетовидными листьями, сверху голыми, снизу со слабым сизым налетом и единичными волосками по жилкам и числом хромосом 2n = 30.

Обитает по более открытым участкам леса, у дорог и на отрытых полянах, образуя заросли. Распространена в Сибири.

2. *Polygonatum humile* Fisch. ex Maxim.

a) *Polygonatum humile* var. *humile.* Растения 20—30 см выс. Листья 3—6 см дл., 1.5—3 см шир. снизу густо опушенные по жилкам, с обеих сторон желтовато-зеленые, тусклые, в числе 4—6. Лопасти венчика волосистые (Крылов, 1929; Власова, 1987). Тычиночные нити с короткими волосками. 2n = 20 (Малахова и др., 1998).

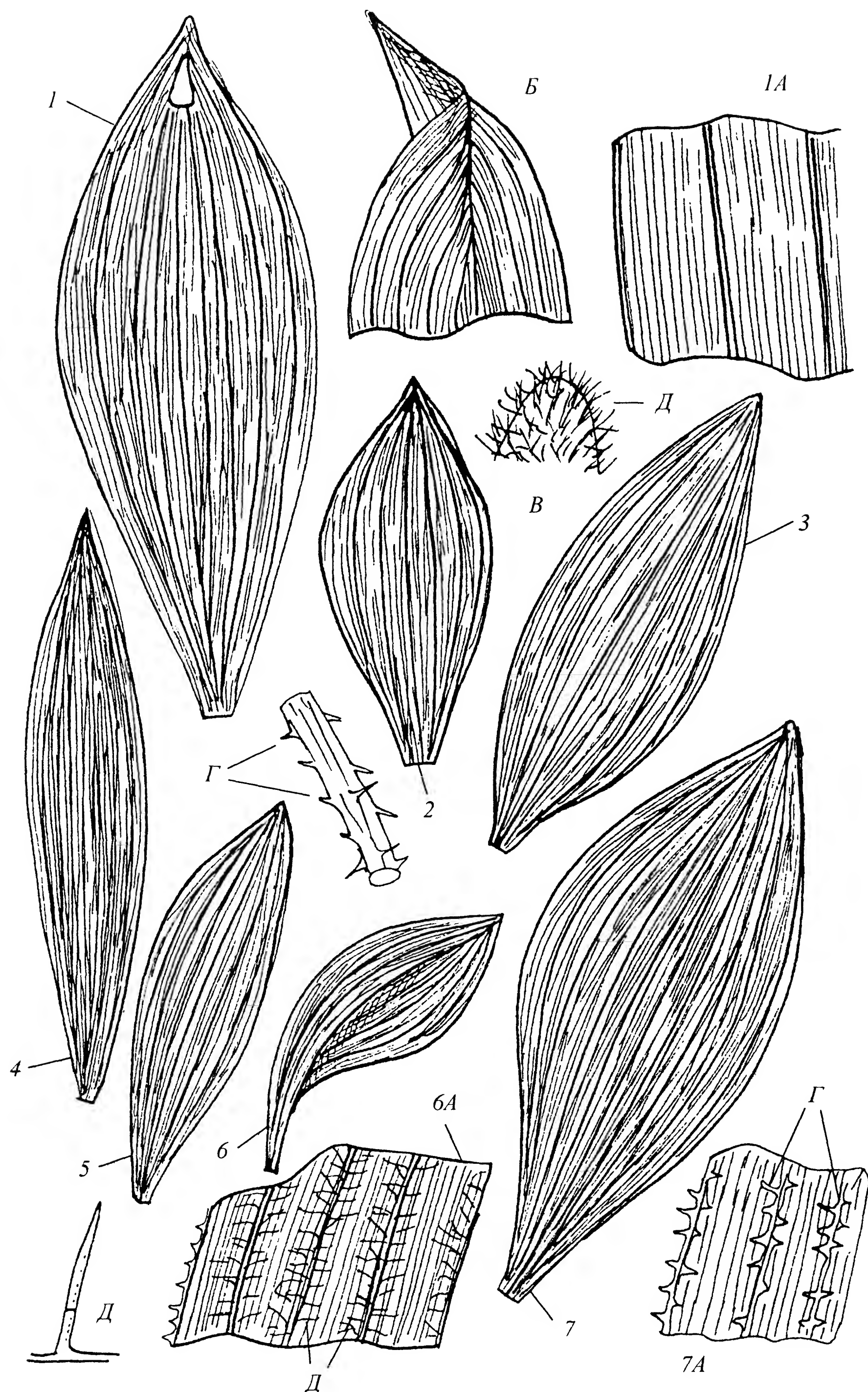
В Сибири растет на опушках разреженных сосновых и смешанных лесов, часто под кустарниками. Распространена в Зап. и Вост. Сибири, на Дальнем Востоке.

b) **Polygonatum humile var. krylovii Ameljcz. et Malachova var. nov.** — Plantae 30—45 cm altae, 6—12 cm lg., 3—5 cm lt. Folia ovalia, supra et subtis atrovirentia, splendida vel, nervis lucidulis 50—65, pubescentia sparsa, foliis 6—8 varietat, pilis ad nervos longis, ad nervum medium nullis vel brevioribus. Filamenta pubescentia papullosa. Flores 2—3 caduci; fructus evoluti raro. 2n = 30.

Typus: «Provincia Tomsk, prope Tomsk, silva mixta, 19 VIII 1986. V. Ameljczenko, O. Truschljakova» (LE, isotypus TK).

Растения 30—45 см выс. Листья 6—12 см дл., 3—5 см шир., овальные или яйцевидные, сверху и снизу темно-зеленые, блестящие, в числе 6—8, жилки светлые 50—65. Много устьиц; опушение редкое, волоски по промежуточным жилкам длинные, 50—70 мк, на центральной жилке (см. рисунок) отсутствуют или короткие. Цветки в числе 2—3, обычно опадают. Плоды завязываются редко. 2n = 30.

Тип: «Томская обл., окр. г. Томска, район пл. Южной, смешанный лес, 19 VIII 1986, В. П. Амельченко, О. Н. Трушлякова» (LE, изотипы TK).



Новые таксоны в роде *Polygonatum* (*Convallariaceae*) флоры Сибири.

Листья купен: *1*, *2* — *Polygonatum odoratum* var. *odoratum*; *3*, *4* — *P. odoratum* var. *triploideum*; *5*, *6* — *P. humile* var *humile*; *7* — *P. humile* var. *krylovii*. Опушение листа снизу у купен: *1А* — *Polygonatum odoratum* var. *odoratum*, *6А* — *P. humile* var. *humile*, *7А* — *P. humile* var. *krylovii*; *Б* — верхушка листа *Polygonatum odoratum* var. *odoratum*; *В* — опушение лопасти венчика, *Г* — укороченные волоски (шипики) на жилках, *Д* — опушение из членистых волосков на нижней поверхности листа и венчика *P. humile* var. *humile*.

Р о д с т в о. От типовой разновидности отличается слабым опушением, высотой растений, числом листьев, а также 2n = 30.

Растет на открытых луговинах, среди кустарников, по опушкам сосновых и березовых лесов.

У этой разновидности мы описываем 2 новые формы:

Polygonatum humile var. krylovii f. angustifolium Ameljcz. f. nov. — Folia angusta, 1—2 cm lt., 5—7 cm lg. Листья узкие, 1—2 см шир., 5—7 см дл.

Polygonatum humile var. krylovii f. ovatum Ameljcz. f. nov. — Folia ovata, 2.5—3 cm lt., 4—5 cm lg. Листья яйцевидные, 2—2.5 см шир., 4—5 см дл.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

Polygonatum odoratum и *P. humile*

1. Высокорослые растения, от 40 см и более, с хорошо выраженным сизым матовым налетом на нижней поверхности листьев . . . . 2.
+ Низкорослые растения, до 30—45 см, листья зеленые, блестящие, редко матовые . . . . 3.
2. Листья голые с обеих сторон, снизу сизые . . . . *Polygonatum odoratum* var. *odoratum*.
+ Листья снизу более или менее темно-зеленые, блестящие, с сизым налетом и шипиками . . . . *P. odoratum* var. *triploideum*.
3. Все листья снизу и сверху ярко-зеленые, овальные, густо опушенные . . . . . *P. humile* var. *humile*.
+ Все листья снизу матовые или с легким сизым налетом, реже зеленые с редкими шипиками и одиночными волосками . . . . *P. humile* var. *krylovii*.

Благодарности

Автор искренне признателен профессору Томского государственного университета А. В. Положий за замечания и возможность работы в Гербарии им. П. Н. Крылова при ТГУ и В. Н. Шустовой за компьютерный набор материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Н. В. Род *Polygonatum* — купена // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 2. С. 110—112.

Крылов П. Н. Род *Polygonatum* — купена // Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Вып. 3. С. 652—657.

Малахова Л. А., Амельченко В. П., Фартдинова Д. В. Цитогенетическое и морфобиологическое изучение хромосомных форм двух видов купен в Сибирском ботаническом саду при Томском госуниверситете // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии. Умань, 1998. С. 85.

Малахова Л. А., Амельченко В. П. Изучение природных популяций купен в Томской области // Сист. зам. по матер. Гербария им. П. Н. Крылова при Томском гос. ун-те. Томск, 2000. Вып. 91. С. 22—24.

SUMMARY

The new varieties *Polygonatum humile* var. *krylovii*, and *P. odoratum* var. *triploideum* are described. New forms *Polygonatum humile* var. *krylovii* f. *ovatum*, and f. *angustifolium* are described. The key for determination of the varieties was made.

УДК 582.547.1 (571.63) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Н. С. Павлова, В. А. Нечаев

НОВЫЙ ВИД РОДА *SYMPLOCARPUS* (*ARACEAE*) С ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

N. S. PAVLOVA, V. A. NECHAEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SYMPLOCARPUS* (*ARACEAE*) FROM THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EAST

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 г. Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159 Г
Тел. 310 410
Факс 310 193
E-mail: botany@eastnet.febras.ru
Поступила 26.05.2004
Окончательный вариант получен 16.11.2004

Приводится описание нового вида *Symplocarpus egorovii*, обнаруженного вблизи г. Владивостока (Приморский край).

Ключевые слова: новый вид, *Symplocarpus egorovii*, *Araceae*, Дальний Восток России, Владивосток.

В роде *Symplocarpus* Salisb. ex W. Barton до настоящего времени было известно 4 вида: 3 — из Восточной Азии и 1 — из Северной Америки. Для российского Дальнего Востока указывается *S. renifolius* Schott ex Tzvelev (*S. foetidus* auct., non (L.) Nutt), ареал которого охватывает российский Дальний Восток (Приморский край, юг Хабаровского края, Сахалин и южные Курильские острова), а также Северо-Восточный Китай, п-ов Корея и Японию (Цвелёв, 1991; 1996).

Описываемый в настоящей статье новый вид *Symplocarpus egorovii*, был обнаружен дальневосточным энтомологом А. Б. Егоровым в хвойно-широколиственном лесу, в пригороде г. Владивостока. От обычного дальневосточного вида *S. renifolius* Schott ex Tzvelev и других известных в роде видов *S. egorovii* отличается общим габитусом; более мелкими, широкояйцевидными, в основании сердцевидными листовыми пластинками; покрывалом, которое снаружи в фазе бутонизации желтовато-белое, позднее с зеленоватым оттенком, а внутри белое, с мелкими, разной формы лиловыми пятнышками и продольными полосками, вдвое мельче по размеру; более мелкими, почти шаровидными початком и соплодием; экологией и биологией развития (зацветает одновременно с развертыванием листьев ранней весной, сразу после схода снега).

Морфологическое сравнение *S. egorovii* с *S. renifolius*, произрастающим в верховьях р. Малая Пионерская под г. Владивостоком, неподалеку от места нахождения нового вида, но в иных экологических условиях, наблюдения в природе в 2003—2004 гг. за обоими видами, а также изучение литературы и гербарных материалов (VLA, LE, MHA) по другим видам рода *Symplocarpus* не оставили сомнений в том, что обнаруженное первоначально А. Егоровым, а позднее собранное и описанное нами растение представляет собой новый для науки, редкий и, по всей видимости, реликтовый вид, описание которого приводится ниже.

Symplocarpus egorovii N. S. Pavlova et V. Neczaev sp. nov. — Planta perennis, acaulis, 30—50 cm alt. Rhizoma subterraneum, abbreviatum, crassum, ad 10 cm lg., 2—3(4) cm diam., fibrilla densa radicum funiformium ad 35 cm lg., 0.5 cm lt., foetidum. Folia vaginantia in numero 2—3, membranacea, late lanceolata, plumbea. Folia radicalia tota conferta, in numero (5) 10—40 (60). Laminae foliorum (15)17—24(27) cm lg., (13)15—18(21) cm lt., dilute virides, late ovatae, basi profunde cordatae (sinus lamina

quadruplo brevior), apice breviter acutatae vel rotundatae; lobi laterals basales late distantes; nervi ordinis primi in numero 3—5, eminentes, arcuati, nervi ordinis secundi indistincti. Petioli foliorum ad 30 cm lg. Scapae ad 10 cm lg., 0.8 cm lt., albescentes, striis longitudinalibus lilacinis, (cum vaginibus foliorum) pro maxima parte in terra sepultus. Spatha disposita ad faciem terra, naviculari-oviformis (alabastris formandis-inflata, cochleiformita), apice breviter acutata vel obtusata, 5—8(9) cm lg., 3—5 cm in diam., extra initio luteo-alba deinde chlorotica, intus alba, maculis striisque lilacinis. Inflorescentia suborbicularis, 2.5 cm lg., 2 cm lt., flava. Perianthii lobi sub anthesin ad stylo appressi, deinde valde divergentes. Filamenta complanata, basi triangulariter dilatata, carnosa, connata, corona formantia. Spadix orbicularis, chlorinus, ad 4(5.5) cm lg., 3.5(4.5) cm lt., tenuiter stipitatus, stipito 1.5 cm lg., 0.5 cm lt. Semina ca 1 cm in diam., dilute brunnea, angulato-orbiculata, latere complanata; micropyle atro-brunnea, ad 4 mm in diam. Floret et frondet exeunte mense Mart. — initio Apr.; folia marcescunt medio Aug.; fructificat Aug. — medio Sept.

Typus: Rossia, «Regio Primorskij Krai, seminsula Muravjeva-Amurskogo, in vicinitate urbis Vladivostok, jugum Oceanicum, declivum boreale-orientale, H 100—150 m, silva frondosa *Pino koraiensi* et *Abiete holophylla*» immixitis, depressio aquae cursi temporarii, inter lapides muscosos, 8 V 2004 (fl.) V. Neczaev, N. Pavlova (LE, isotypus VLA).

Affinitas. A generis *Symplocarpus* speciebus totis cognitis foliis numerosis laminis minoribus late ovato-cordatis, spatha extra luteoalba (deinde virens), intus alba maculis lilacinis, nec non perianthii lobis fructificatione valde devergentibus differt; ab extremiorientali *S. renifolio* Schott ex Tzvellev foliis numerosis 10—40 (60) dense fasciculatis, 30—50 cm lg. (non in numero 3—5 infundibulum formantibus, ad 70—100 cm lg.), laminis foliorum late ovato- cordatis (non oblongo-ovato-cordatis), duplo minoribus, spatha minora (5—8 cm lg., 3—5 cm in diam.) extra flaveola vel viridulo-flava, intus alba maculis striisque lilacinis (non atropurpureo-brunnea, 10—15 ad 20 cm lg, 8 cm lt.), spadice duplo minore 4—5.5 cm lg., orbiculari (non elliptico, 10—15 ad 20 cm lg.), filamentis basi incrassates, nec non cyclo vitali (*S. egorovii* floret fere uno mense prior, eis folia emorunt sesqui — duobus mensibus prior) differt.

Habitat in sylvis frondosis *Pino koraiensi* et *Abiete holophylla* immixtis, secundum aquae cursos temporaries, inter lapides.

Species haec in honorem entomologici extremiorientalis A. Egorovii, quis huius plantae primum collegit et delineavit, nominata est.

Многолетнее бесстебельное травянистое растение 30—50 см выс. Корневище подземное, укороченное, толстое, до 10 см дл., 2—3(4) см толщ., с густой мочкой шнуровидных корней до 35 см дл., 0.5 см шир., с неприятным запахом. Влагалищные листья в числе 2—3, широколанцетные, перепончатые, свинцово-серые, с легким блеском. Прикорневые листья на черешках скученные, в числе (5)10—40(60). Листовые пластинки (15)17—24(27) см дл., (13)15—18(21) см шир., светло-зеленые, широкояйцевидные, в основании сердцевидные (углубление достигает 1/4 длины листа), на верхушке коротко заостренные или закругленные, боковые доли основания листа широко расставленные, жилки 1-го порядка выступающие, дуговидные, в числе 3—5, жилки 2-го порядка менее заметные. Черешки листьев до 30 см дл. Цветоносы до 10 см дл., 0.8 см шир., беловатые, с лиловыми продольными линиями, вместе с влагалищными листьями погружены в почву и едва выступают над ее поверхностью. Покрывало расположено у поверхности земли, 5—8(9) см. дл., 3—5 см шир., ладьевидно-яйцевидное, на верхушке коротко и прямо заостренное или притупленное (в бутонах — улиткообразно свернутое, вздутое), снаружи вна-

чале желтоватое-белое, позднее с зеленоватым оттенком, внутри белое, с лиловыми, разной формы и размеров пятнышками и продольными полосками. Соцветие (початок) шаровидное, 2.5 см дл., 2 см шир., желтоватое, позднее с наружной стороны зеленеющее. Доли околоцветника вначале цветения прижаты к столбику, позднее (при созревании соплодия) сильно расходятся. Тычиночные нити лентовидно уплощенные, в основании треугольно расширенные, мясистые. Соплодие округло-шаровидное, желтовато-зеленое, до 4(5.5) см дл., 3.5(4.5) см шир., на тонкой плодоножке 1.5 см дл., 0.5 см шир. Цветонос и плодоножка с початком вначале направлены вверх, позднее (в конце созревания) изгибаются вниз и плод (соплодие) касается земли. Семена около 1 см в диам., светло-коричневые, угловато-округлые, дисковидно-уплощенные, с темно-коричневым микропиле до 4 мм в диам. Зацветает одновременно с распусканием листовых почек в конце марта — начале апреля, листья увядают к середине августа, плоды созревают в конце августа—первой половине сентября.

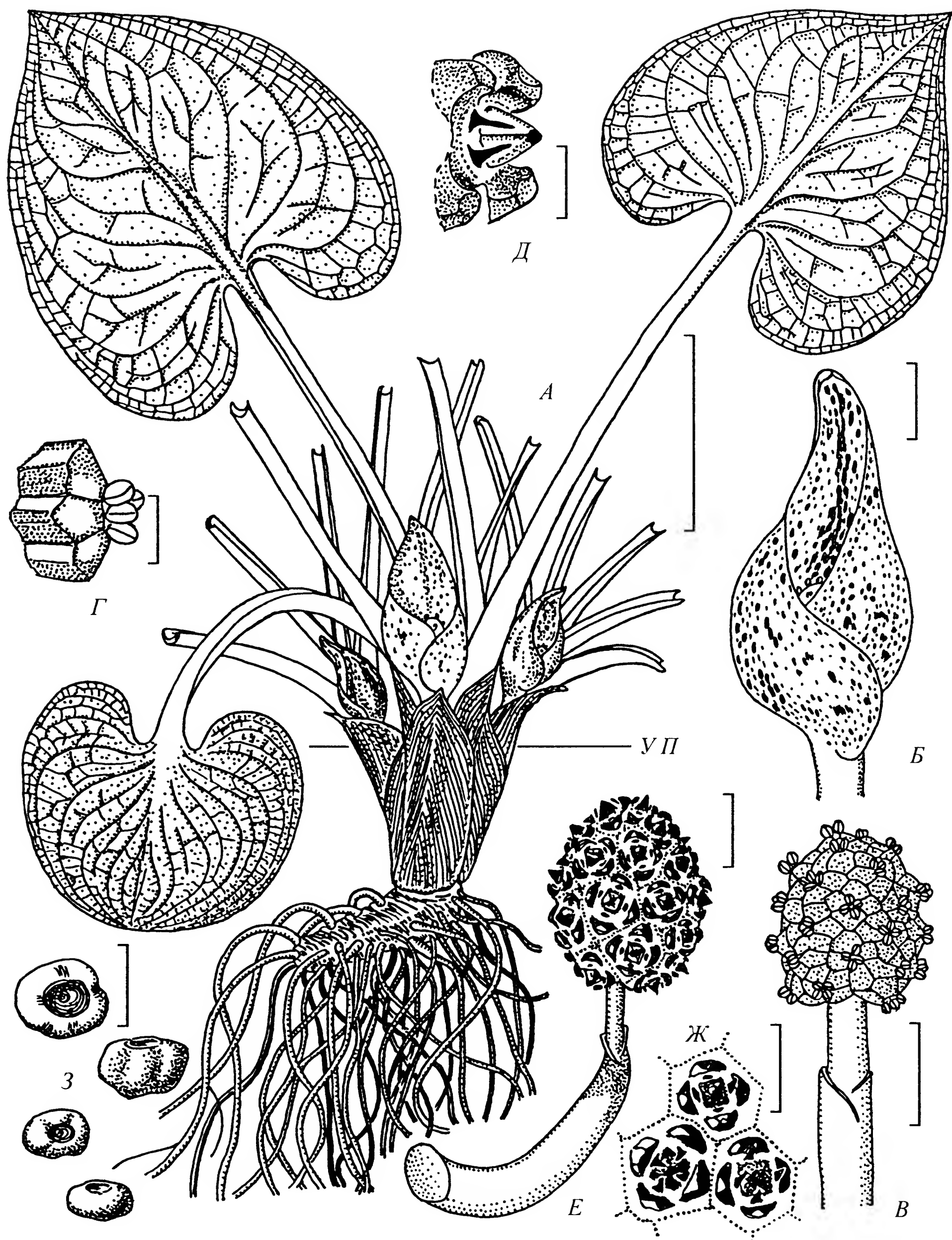
Тип. Россия, «Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окрестности г. Владивостока, Океанский хр., северо-восточный склон, выс. 100—150 м над ур. м., широколиственный лес с кедром корейским и пихтой цельнолистной, западина временно действующего ключика, среди замоховелых камней, 8 V 2004, В. А. Нечаев, Н. С. Павлова» (LE, изотип — VLA) (см. рисунок).

Родство. От всех ранее известных видов *Symplocarpus* отличается многочисленными листьями с более мелкими, широкояйцевидными, в основании сердцевидными листовыми пластинками и покрывалом, поверхность которого снаружи желтовато-белая (позднее зеленеющая), внутри — белая с мелкими лиловыми пятнышками и полосками, а также околоцветником, лопасти которого сильно расходятся при созревании соплодия. От дальневосточного *S. renifolus* Schott ex Tzvelev отличается куртинообразной формой роста, образованной большим числом скученных розеточных листьев, 30—50 см выс. (а не пучком из 3—5, воронковидно расходящихся листьев, 70—100 см выс.); листовой пластинкой широкояйцевидно-сердцевидной и вдвое меньшими размерами (а не продолговатояйцевидно-сердцевидной, до 50 см дл. и 40 см шир.); более мелким покрывалом 5—8 см дл., 3—5 см шир., яйцевидной формы, коротко и прямо заостренным на верхушке, снаружи желтоватым или желтовато-зеленоватым, внутри почти белым, с лиловыми пятнышками (а не 10—15, до 20 см дл., 8 см шир., с оттянуто и клювовидно изогнутой верхушкой и темно-пурпурно-коричневой до почти черной окраской); початком 4—5.5 см дл., почти шаровидным (а не продолговато-овальным, до 10—15(20) см дл.); утолщенными в основании тычиночными нитями. Виды различаются фенофазами: *S. egorovii* почти на один месяц раньше зацветает и на 1.5—2 мес. раньше (в середине августа) у него увядают листья, тогда как у *S. renifolius* листья сохраняются зелеными до октября.

Растет в смешанных широколиственных лесах с *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla*, у мелких водотоков, на каменистой почве.

Новый вид назван по имени дальневосточного энтомолога А. Б. Егорова, который нашел, сфотографировал это растение и лишь спустя много лет обратил на него внимание авторов статьи.

S. egorovii также хорошо отличается от типового вида рода — *S. foetidus* (L.) Nutt., описанного из Северной Америки, который продолжительное время не отделялся от дальневосточного вида *S. renifolius* и приводился, а некоторыми исследователями продолжает приводиться для Дальнего Востока (Gleason, Cronquist, 1991). По морфологическим признакам два последних вида почти идентичны, но *S. foetidus* имеет более узкие листья и изолированный ареал.



Symplocarpus egorovii.

А — общий вид растения (в фазе полного цветения), *УП* — уровень почвы; *Б* — покрывало; *В* — соцветие (початок) в фазе цветения; *Г* — отдельный цветок в начале цветения; *Д* — цветок в конце цветения в поперечном срезе; *Е* — соплодие на плодоножке; *Ж* — часть поверхности соплодия, вид сверху; *З* — семя. Масштабные линейки: *А* — 10 см, *Б* — 2 см, *В* — 1 см, *Г* — 2 мм, *Д* — 2 мм, *Е* — 2 см, *Ж* — 1 см, *З* — 1 см.

Известный с соседних территорий корейско-японский вид *S. nipponicus* Makino (Ohwi, 1965; Lee, 1993; Lee, 1996) имеет прицветное покрывало по форме и размерам такое же, как у *S. egorovii*, но темно-пурпурной окраски; кроме того, у этого вида более узкие, продолговато-яйцевидные листья, развивающиеся до появления соцветия (а не одновременно с ним), и плоды, созревающие весной, на второй год (а не осенью, в тот же вегетационный сезон, что цветение, как у *S. egorovii*). По форме листьев, размерам и форме покрывала, початка и соплодия *S. egorovii* больше всего напоминает недавно описанный из Японии (о-ов Хонсю) вид *S. nabekuraensis* Otsuka et K. Inoue (Otsuka, Watanabe, Inoue, 2002), но у последнего ширина листьев превышает длину, покрывало равномерно темно-пурпурное (а не желтовато-белое с лиловыми пятнышками), и цветет *S. nabekuraensis* летом, с конца июня до начала июля (а не весной, как *S. egorovii*).

S. egorovii и *S. renifolius* встречаются в окрестностях г. Владивостока, но занимают разные экотопы. В отличие от *S. renifolius*, который чаще встречается по долинам речек в пойменных ильмово-ольховых лесах, на песчано-галечниковых отложениях или на заболоченных луговинах, реже в сырых, иногда закочкаренных полидоминантных широколиственных лесах или дубняках, *S. egorovii* растет на пологих склонах в хвойно-широколиственных лесах по мелким ключам и в понижениях с проточной или близко расположенной грунтовой водой, на дренированных, хорошо аэрируемых каменистых почвах, избегает избыточного увлажнения и заболоченных мест. В своем распространении *S. egorovii* связан с реликтовой формацией чернопихтарников, которые фрагментарно встречаются на крайнем юге Приморского края и более или менее сохранились в охранной зоне под г. Владивостоком.

В настоящее время *S. egorovii* известен только из «locus classicus». Его популяция (по подсчетам весной 2004 г. — около 100 куртин, 200 бутонизирующих побегов) занимает участок около 100 м^2 среди хвойно-широколиственного леса, подвергшегося сильнейшему антропогенному воздействию. В течение двух последних лет вблизи популяции были вырублены все хвойные и ценные лиственные породы деревьев. В настоящее время популяция *S. egorovii* находится в хорошем состоянии, обильно цветет, дает зрелые семена и представлена разновозрастными особями. Однако изреживание леса может привести к иссушению почвы и гибели популяции. Обнаружившему этот вид А. Б. Егорову было известно 3 его местонахождения. За прошедший период (более 20 лет) растение исчезло в двух местах. Одно местообитание попало под стройку, другое перестало существовать в результате низового пожара. Вероятно, прежде вид чаще встречался на п-ове Муравьева-Амурского. В настоящее время здесь расположен крупный промышленный центр — г. Владивосток, а леса, где предположительно мог расти этот вид, в большой степени уничтожены или претерпели коренные изменения. *S. egorovii* находится в группе видов наибольшего риска и может исчезнуть как вид. Необходимо срочно принимать меры по охране его «locus classicus», восстановлению ранее известных и поиску новых местонахождений, а также по реинтродукции вида. Возможно, *S. egorovii* будет обнаружен в других местах южного Приморья, а также на севере п-ова Корея и соседней территории Китая в горных смешанных лесах маньчжурского типа; не исключено нахождение его и в Японии.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность А. Н. Сенникову за перевод диагноза нового вида на латинский язык и А. Б. Егорову за выполнение рисунка к статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелёв Н. Н. О некоторых видах ароидных (*Araceae*) и рясковых (*Lemnaceae*) Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Л., 1991. Т. 28. С. 28—33.

Цвелёв Н. Н. Род *Symplocarpus* Salisb. ex W. Barton // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 360.

Gleason H., Cronquist A. Manual of vascular plants of Northeastern United States and adjacent Canada. Ed 2. New York, 1991. 910 p.

Otsuka K., Watanabe R., Inoue K. A New Species of *Symplocarpus* (*Araceae*) from Nagano Prefecture, Central Japan // J. Jap. Bot. 2002. Vol. 77. N 2. P. 96—100.

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p. (На кор. яз.).

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1248 p. (На кор. яз.).

Ohwi I. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

SUMMARY

A description of the new species *Symplocarpus egorovii* N. S. Pavlova et V. Neczaev from the vicinity of Vladivostok town (Maritime Territory, Russia) is given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© М. М. Юдин,[1] А. С. Третьякова,[1] М. С. Князев[2]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ПРИПЫШМИНСКИЕ БОРЫ» (СРЕДНЕЕ ЗАУРАЛЬЕ)

M. M. YUDIN, A. S. TRETJAKOVA, M. S. KNJASEV. FLORISTIC RECORDS IN THE «PRIPYSHMINSKIYE BORY» NATIONAL PARK (THE MIDDLE-EAST URALS)

[1] Уральский государственный университет им. А. М. Горького
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51
Факс (3432) 507401
E-mail: Vladimir.Tretjakov@usu.ru
[2] Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 07.04.2004
Окончательный вариант получен 26.10.2004.

Приведены данные о находках 10 видов в Среднем Зауралье (восток Свердловской обл.), редких для данного района. Из них 6 отмечены впервые в пределах Свердловской обл. (*Sparganium glomeratum*, *Potamogeton trichoides*) и на Среднем Урале (*Typha laxmannii*, *Dryopteris* × *uliginosa*, *Diphasiastrum* × *zeileri*, *Dianthus krylovianus*).
Ключевые слова: флористические находки, редкие виды, Свердловская обл.

Национальный парк «Припышминские Боры» (площадью 49 171 га) располагается в восточной части Свердловской обл. на стыке западной окраины Западно-Сибирской равнины и Зауралья, в предлесостепной и южнотаежной зонах. Здесь широко распространены третичные и послетретичные отложения (пески, супеси, суглинки), на которых развиты почвы подзолистого типа песчаного и супесчаного состава.

Как уникальный природный комплекс Припышминские боры уже давно привлекали внимание биологов. В конце XIX в. в Припышминских борах были проведены масштабные флористические исследования (Список явнобрачных..., 1878; Список высших..., 1881), в результате которых приведено более 500 видов высших растений из окрестностей г. Талицы (в то время Талицкий завод). В 1960-е годы П. Л. Горчаковским (1969) было подробно изучено распространение реликтовых популяций *Calluna vulgaris* L. в зауральских борах на территории Свердловской и отчасти Курганской областей и собран гербарий некоторых характерных видов. В 1999—2002 гг. сотрудниками кафедры ботаники Уральского государственного университета выполнены работы по выявлению биологического разнообразия цветковых растений национального парка «Припышминские Боры». На основе обработки экспедиционных и гербарных материалов обнаружены новые для местной флоры виды, а также установлены новые местонахождения редких растений. Ниже приведены сведения о 10 наиболее интересных находках. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), кроме специально оговоренных критических таксонов. Растения определены М. С. Князевым и П. В. Куликовым. Гербарные образцы хранятся в Гербарии кафедры ботаники Уральского госуниверситета

им. А. М. Горького (УрГУ, г. Екатеринбург) и в Гербарии Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) (SVER). Цитированные гербарные экземпляры переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) (LE).

Diphasiastrum × *zeileri* (Rouy) Holub. Свердловская обл., Тугулымский р-н, Бахметское лесничество, кв. 105, на вырубке, 4 VI 1961, Юдкина. Впервые указывается для Свердловской обл. Приводится для нескольких пунктов сопредельных участков Припышминских боров Курганской обл. (Науменко, Иваненко, 1999).

Вид по происхождению гибридный (*D. complanatum* (L.) Holub × *D. tristachyum* (Pursh) Holub.), но во многих частях своего ареала (если не повсеместно) стабилизировался. Характерно, что в Зауралье один из вероятных родительских видов *D. tristachyum* практически отсутствует.

Diphasiastrum × *zeileri* и рассмотренный ниже *Dianthus krylovianus* Juz. в Припышминских борах представляют собой комплекс реликтовых видов европейских псаммофильных сообществ. Кроме них к этому комплексу следует отнести *Calluna vulgaris* L., а также *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. s. l., отмечаемые П. Н. Крыловым (1928) для Илецко-Иковской дачи (на современной территории Курганской обл.) и недавно найденный тюменскими ботаниками в приустьевой части долины р. Пышмы *Centaurea sumensis* Klok. По аналогии с *Calluna vulgaris*, припышминские популяции которого П. Л. Горчаковский (1969) считает (по времени обособления) позднеплейстоценовыми, тот же возраст может быть и у зауральских популяций перечисленных видов. Проникновение этих видов в Зауралье может быть отнесено к одному из периодов резкой климатической и ценотической перестройки, когда резко усиливалась эрозия почв и на короткое время, от Предуралья, через Средний Урал до Западно-Сибирской низменности возникала полоса редколесий и безлесных пространств, с широким распространением мало заросших каменистых участков, галечников, песчаных массивов. В то же время, следует отметить, что для окраин ледников характерны участки мелко перемолотого, принесенного потоками льда скального материала (щебня, песка, лёсса). Вполне вероятно, что во время максимального Днепровского оледенения (100 тыс. л. н.) формировалась непрерывная полоса песков от среднего течения Днепра до Среднего Урала, создавая условия, благоприятные для миграции на восток псаммофильных видов. Именно к периоду Днепровского оледенения, с нашей точки зрения, с наибольшей вероятностью следует относить проникновение в Зауралье комплекса европейских псаммофитов.

Dryopteris × *uliginosa* (A. Br. ex Döll) Druce. Свердловская обл., Талицкий р-н, Национальный парк «Припышминские боры», Талицкое лесничество, кв. 23 и 55, болото, 28 VI 2000, А. Г. Пауков, Т. Е. Тырышкина.

Бореальный евросибирский вид. В национальном парке встречается в хвойных и смешанных лесах, по болотам.

Sparganium glomeratum (Laest.) L. Neum. Свердловская обл., Талицкий р-н, Национальный парк «Припышминские боры», Ургинское лесничество (близ трассы газопровода), 13 VII 2000, А. Г. Пауков, Т. Е. Тырышкина.

Циркумбореальный вид с дизъюнктивным ареалом. Широко распространен в Европе, Сибири и на Дальнем Востоке. Для Среднего Урала указан только для районов Приуралья (Определитель сосудистых..., 1994, Овёснов, 1997), для Свердловской обл. не указывается, но имеются достоверные находки с территории Бота-

нического сада УрО РАН. На территории Национального парка отмечен в единственном местонахождении.

Typha laxmannii Lepech. Свердловская обл., Талицкий р-н, г. Талица, юго-восточная окраина, песчаный карьер. 11 VIII 2001, М. М. Юдин, А. Г. Пауков.

Преимущественно лесостепной и степной вид, ареал охватывает южные районы Сибири и Восточной Европы. В настоящее время вид проникает и в бореальную зону. Не указывается для Свердловской обл. (Определитель сосудистых..., 1994), но имеются сборы из г. Екатеринбурга (Шарташский гранитный карьер (SVER!)). Нами обнаружен в пределах г. Талица, где единичные экземпляры на территории национального парка найдены по синантропным местообитаниям (обводненные дренажные канавы вдоль дорог).

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. Свердловская обл., Талицкий р-н, Национальный парк «Припышминские боры», Мохиревское лесничество, квартал 42, эвтрофный пруд-накопитель, 8 VIII 2001, М. М. Юдин, А. Г. Пауков.

Бореальный вид, распространенный в Западной и Восточной Европе, Сибири, Средней Азии. Ближайшие местонахождения: Тюменская обл. (Тюменский р-н, Тюменский рыбопитомник (IBIW!)), Курганская обл. (редко по всей территории), Челябинская обл. (р. Миасс (SVER!)). Для Среднего Урала приводится С. А. Овёсновым (1997) для северо-западных районов Пермской обл. Антропотолерантный вид, предпочитающий загрязненные водоемы. Для Свердловской обл. отмечен впервые. Очевидно, вид был занесен сюда в результате опытов по разведению промысловых рыб.

Koeleria delavignei Czern. ex Domin. Свердловская обл., Тугулымский р-н, Тугулымское лесничество, кв. 73, 8 VII 1999, коллектор неизвестен.

Лесостепное растение, ареал которого охватывает Украину, Европейскую Россию, Западную и Восточную Сибирь. Для Среднего Урала указывается только в Предуралье (Определитель сосудистых..., 1994). В национальном парке отмечен в беломошных сосняках.

Dactylorhiza russowii (Klinge) Holub. Свердловская обл., Тугулымский р-н, Трошковское лесничество (берег оз. Гурино), 18 VII 2000, коллектор неизвестен.

Бореальный евросибирский вид. Для Среднего Урала указываются 2 местонахождения вида, одно близ оз. Багаряк, Сысертский р-н, другое — на территории национального парка, близ Талицкого завода (Определитель сосудистых..., 1994). В национальном парке отмечен в заболоченном ельнике. Обнаруженное местонахождение находится значительно севернее ранее известных пунктов произрастания этого вида.

Dianthus krylovianus Juz. (*D. arenarius* L. s. l.) Свердловская обл., национальный парк «Припышминские боры», Тугулымский р-н, Трошковское лесничество, кв. 73, 8 VII 1999, коллектор не известен; там же, кв. 51, 1980-е годы, Н. В. Дюбанова. Кроме того, собиралась на соседних участках бора на берегу оз. Гурино.

Резко обособленные популяции. Ближайшее (также несколько обособленное от основного ареала) местонахождение находится более чем в 400 км западнее, в долине р. Камы близ г. Чайковского (Овёснов, 1997).

Находка *Dianthus krylovianus* интересна еще и тем, что позволяет оценить время возникновения уральского эндемичного вида *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.

В настоящее время *D. acicularis* встречается в горных и каменистых степях, на каменистых склонах и известняковых скалах на Южном, Среднем, частично Северном Урале (Горчаковский, 1969). Таким образом, ареал этого вида широкой полосой пролегает поперек предполагаемой трассы проникновения *D. krylovianus* из Европы в Зауралье. Сходство этих видов столь велико, что с большой вероятностью предполагает их биологическую совместимость. Поэтому, если проникновение *D. krylovianus* в Зауралье имело место уже после возникновения этого уральского вида, то гибридизация между ними была бы неизбежной — в Зауралье и по трассе миграции, в этом случае наблюдались бы особи промежуточного облика. Скорее всего, *D. acicularis* и зауральские популяции *D. krylovianus* имеют один возраст и отражают разное историческое развитие популяций *D. arenarius* L. s.l., проникшей в конце плейстоцена за Уральский хр. Зауральские популяции этого вида оказались в условиях, близких к исходным (встречается на лугах, в сосновых борах, на песчаных субстратах в Скандинавии, Средней Европе и Европейской России), и не претерпели эволюционных изменений. Наоборот, ее горные уральские популяции в отличных условиях (прежде всего на химически и морфологически резко отличающемся субстрате) смогли сохраниться, а затем и распространиться на значительном пространстве только в результате существенных морфологических (скорее и физиологических) изменений.

Lychnis sibirica L. s. l. Свердловская обл., Тугулымский р-н, Трошковское лесничество (берег оз. Гурино), 10 VII 2000, А. Г. Пауков, Т. Е. Тырышкина.

Лесостепной сибирский вид. На Урале *L. sibirica* произрастает почти исключительно по восточному макросклону хребта, в каменистых степях и сообществах петрофильных видов, особенно на серпентинитах, реже на известняках. В национальном парке отмечен в беломошных сосняках. Обнаруженные местонахождения в Припышминских борах достаточно резко обособлены от горных популяций пространственно, кроме того, вид переходит на песчаные субстраты.

Alchemilla longipes Juz. Свердловская обл., Талицкий р-н, правобережье р. Пышма, Национальный парк «Припышминские боры», Ургинское лесничество, пойменный луг, 30 VI 2000, А. Г. Пауков, Т. Е. Тырышкина.

Этот эндемичный вид лесостепного Зауралья еще недавно был известен лишь из locus classicus — Ильменского заповедника, но не так давно был найден и в горной части Среднего Урала — Висимском заповеднике (Марина, 2001). В национальном парке встречается по суходольным лугам в поймах рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1928. Вып. 2. С. 141—376.

Науменко Н. И., Иваненко Ю. А. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. Вып. I. Плауны, хвощи, папоротники и голосеменные. Курган, 1999. 87 с.

Марина Л. В. К флоре сосудистых растений Висимского заповедника // Использование эталонных природных комплексов Урала. (Матер. науч. конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника). Екатеринбург, 2001. С. 162—165.

Овёснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 251 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.

Список явнобрачных растений окрестностей Талицкого завода (Пермской губернии) Юлиана Шелля. Казань, 1878. Т. 7. Вып. 4. С. 1—50. (Тр. общества естествоиспытателей при императорском Казанском ун-те).

Список высших споровых растений окрестностей Талицкого завода (Перская губерния) Юлиана Шелля. Приложение к протоколу... Казань, 1881. 4 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

10 species rare and new to the region were found in the «Pripyshminskiye Bory» National Park in the Middle-East Urals (Sverdlovsk Region). Some of them are the elements of the East-Europe psammophytic complex and are assumed to be Pleistocene relicts. Other groups of species include rare aquatic plants, rare steppe species and rare forest species.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 002.704.31 : 727.65 (470.23)

© С. Х. Шхагапсоев

ГЕРБАРИЙ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

S. H. SHHAGAPSOEV. THE HERBARIUM OF THE KABARDIN-BALKAR STATE UNIVERSITY

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова
360004 Нальчик, ул. Чернышевского, 173
Факс (095) 3379995
Поступила 16.04.2004

Приводятся история, современное состояние и перспективы развития гербарного фонда в Кабардино-Балкарском государственном университете.
Ключевые слова: флора, гербарий, коллекционный фонд, Кабардино-Балкария.

Сбор растений и оформление гербарных коллекций в Кабардино-Балкарии начались в 1932 г. с открытием Кабардинского государственного педагогического института. К настоящему времени коллекции первых коллекторов практически утрачены, так как основная их часть использовалась для учебных целей. После создания Кабардино-Балкарского государственного университета в 1957 г. научное направление кафедры ботаники связывается с изучением растительного покрова республики. Кафедрой ботаники заведовали М. Е. Ильина, П. С. Роговский, Л. С. Москаленко, Л. Н. Александровская, К. И. Маслюгин, Н. А. Жукова, А. И. Галушко, Ф. Ш. Османова, А. А. Кумахова, Л. Х. Слонов, а в настоящее время — Л. М. Калашникова.

Интенсивность развития гербарного дела в университете находилась в прямой зависимости от научных интересов заведующих кафедрами. При М. Е. Ильиной были собраны первые гербарные материалы (М. Е. Ильина, З. Г. Каров и др.). Кафедре были переданы сборы В. И. Чернецкой, на которых основана монография «Растительность Кабарды» (1926 г.).

С конца 1950-х годов флору республики активно изучал профессор А. И. Галушко с привлечением сотрудников кафедры ботаники и студентов (Н. А. Жукова, Е. К. Попова, Ю. И. Кос, Т. Н. Попова, Г. Л. Кудряшова, М. Х. Кожоков, М. И. Шаваев и др.). В итоге был написан ряд работ, в том числе «Определитель сенокосов и пастбищ Северного Кавказа» (Галушко, 1964). К сожалению, основная часть собранного материала была впоследствии вывезена Галушко перед отъездом на другое место работы, а оставшаяся была утрачена. Видимо, в то же время были утеряны и сборы Ю. И. Коса — основоположника республиканского ботанического сада и автора книги «Растительность Кабардино-Балкарии и ее хозяйственное использование» (1959 г.).

С середины 1960-х годов начинаются активные ботанические экспедиции по республике. Коллекторами были: Ф. Ш. Османова, А. Х. Кушхов, Е. К. Попова, М. Х. Кожоков, студенты-практиканты. К этому периоду относится и 2-летняя дея-

тельность профессора П. Д. Ярошенко в университете. Собранный материал, определенный в основном Ф. Ш. Османовой, Е. К. Поповой и Н. А. Жуковой, насчитывал около 10 тыс. гербарных листов. Основная часть находилась в необработанном состоянии в складских помещениях кафедры.

В последующие годы интерес на кафедре к флористическим исследованиям, и созданию гербарной коллекции и сборам гербарных материалов снизился, что было связано с преобладанием на кафедре физиолого-биохимических исследований культурных растений. Исключение составила коллекция микромицетов, собранная доцентом З. Д. Савинцевой с 1963 г. в количестве более 3 тыс. образцов, насчитывающих 775 видов на 1315 видах питающих растений. В их числе оказалось более 30 новых для науки видов. Результаты изучения коллекции нашли отражение в более чем 50 работах, в том числе монографических — «Грибные болезни кормовых и зерновых бобовых Кабардино-Балкарии» (1979 г.) и «Паразитные грибы на луговых и пастбищных растениях Кабардино-Балкарии» (1982 г.).

Для хранения коллекционного фонда было выделено специальное помещение (36 кв. м), получившее название «Гербарная», а также были приобретены шкафы для хранения гербарного материала.

Силами ряда сотрудников (Е. К. Попова, Н. Л. Цепкова), лаборантов (С. Х. Шхагапсоев) и студентов-дипломников начались обработка накопленного материала и расположение его по системе Энглера. Однако отсутствие на кафедре специалиста-флориста мешало планомерному флористическому исследованию территории республики и определению собранного материала. Только в 1985 г. был составлен план исследований растительного покрова республики. В результате была изучена флора ряда ущельев. Несмотря на определенные успехи в изучении флоры, руководство факультета того периода в 1986 г. переместило «Гербарную» из учебного корпуса в ботанический сад КБГУ. Условия для хранения гербария и работы оказались там неудовлетворительными. Практически «Гербарная» стала «закрытой» для студентов и исследователей. Лишь после нашего ходатайства «Гербарная» была возвращена на кафедру в 1989 г.

С этого периода началось планомерное изучение растительного покрова республики. Коллекция значительно пополнилась сборами с высокогорьев КБР. Была инвентаризирована субнивальная флора, петрофитный флористический комплекс Центрального Кавказа. На основании изучения этих материалов подготовлена и защищена докторская диссертация С. Х. Шхагапсоевым (1996).

Ежегодное увеличение гербарного фонда составляет 1.5—2.0 тыс. листов, которые собираются в местах проведения учебно-полевых практик и научных экспедиций. Куратором «Гербарной» с 1997 г. на общественных началах является профессор С. Х. Шхагапсоев.

К настоящему времени накоплены материалы по флоре Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (коллекторы Г. Х. Киржинов, С. Х. Шхагапсоев), Скалистому хребту и Юрской депрессии (З. М. Гучасов, С. Х. Шхагапсоев), дендрофлоре (Н. В. Старикова, С. Х. Шхагапсоев), лихенофлоре и бриофлоре республики (С. Х. Шхагапсоев, Т. Л. Слонов, М. Х. Кожоков, З. Х. Харзинов), макромицетам (С. Х. Шхагапсоев, Е. В. Крапивина), Республики Ингушетия (М. К. Дакиева). По этим материалам написаны «Красная книга» Кабардино-Балкарской Республики (2000 г.) и монографические работы: «Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана» (Шхагапсоев, Волкович, 2002), «Лишайники Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника» (Шхагапсоев и др., 2000), «Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии» (Шхагапсоев, Старикова, 2002); «Анализ петрофитного флористического комплекса Западной части Центрального Кавказа»

(Шхагапсоев, 2003); «Лихенофлора Кабардино-Балкарии» (Слонов, 2002), а также ряд статей по флористическим новинкам.

В целом гербарный фонд насчитывает более 40 тыс. листов. Объем неинсерированных коллекций составляет около 6—8 тыс. гербарных листов.

В связи с введением глобальной сети «Интернет» в КБГУ мы открыли сайт гербария КБГУ, куда внесли редкие, реликтовые и эндемичные виды, что послужило началом формирования компьютерной базы данных нашего гербария.

В определении гербарных образцов и уточнении коллекционного фонда консультативную помощь нам оказывают П. Л. Горчаковский, Т. Н. Попова, А. Г. Еленевский, Н. Н. Портениер, Н. Н. Цвелёв, А. К. Скворцов, В. Н. Павлов, П. Ю. Жмылев, В. Г. Онипченко, В. А. Мухин, Ю. Е. Алексеев, М. С. Игнатов, Э. Л. Нездойминого, Ю. Р. Росков, Т. И. Абрамова, С. Б. Криворотов и др., за что выражаем им свою признательность. В Гербарии хранятся образцы видов, определения которых уточнены известными ботаниками (А. Л. Харадзе, Ю. Л. Меницкий, А. И. Галушко и др.).

В коллекциях «Гербарной» имеются сборы Н. А. и Е. А. Буш. Ими было собрано более 6 тыс. листов, из них 624 листа хранится в «Гербарной» КБГУ (Киржинов, Шхагапсоев, 1999).

В небольшом обменном фонде имеются дубликаты из Сибири (коллекторы И. Красноборов, В. Ханминчун и др.), Ростовской и Ставропольской областей (Г. И. Степнин), Республики Дагестан (П. Л. Львов, С. Х. Шхагапсоев). Более 2000 листов имеются из Республики Ингушетия (М. К. Дакиева).

Гербарий ежегодно посещают специалисты из России, ближнего и дальнего зарубежья. Материалы используются для написания «Конспекта флоры Кавказа».

Большая роль отводится гербарию в учебном процессе. С гербарными материалами постоянно работают аспиранты и преподаватели кафедры. Благодаря совместной деятельности студентов и преподавателей происходит постоянное пополнение коллекционного фонда. Первоочередной задачей является обогащение фонда «Гербарной» образцами видов из мало изученных районов Республики (Терский, Прохладненский) и близлежащих территорий в связи с подготовкой к изданию в ближайшие 2—3 года современной сводки «Флора Кабардино-Балкарии» и «Биологическое разнообразие растений и грибов Кабардино-Балкарии».

О Гербарии Кабардино-Балкарского отделения РБО отмечено в обзорной статье М. Г. Батуриной и М. Б. Чернобаевой (1995) о гербариях и гербарном деле в России. В Кабардино-Балкарии гербарные коллекции имеются главным образом в Кабардино-Балкарском государственном университете (KBNG) и в небольшом количестве в Кабардино-Балкарском высокогорном государственном заповеднике, отчасти Национальном парке «Приэльбрусье».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батурина М. Г., Чернобаева М. Б. Краткий обзор литературы о гербариях и гербарном деле России и стран ближнего зарубежья (по фондам библиотек Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 126—158.

Галушко А. И. Определитель растений сенокосов и пастбищ Северного Кавказа // Уч. зап. КБГУ. Сер. биол. Нальчик, 1964. Вып. 23. 372 с.

Киржинов Г. Х., Шхагапсоев С. Х. Коллекция Н. А. и Е. А. Буш в «Гербарной» Кабардино-Балкарского госуниверситета // Сб. Человек и биосфера. Майкоп, 1999. С. 57—58.

Кос Ю. И. Растительность Кабардино-Балкарии и ее хозяйственное использование. Нальчик. 1959. 200 с.

Савинцева З. Д. Грибные болезни кормовых зерновых и бобовых Кабардино-Балкарии. Нальчик. 1979. 117 с.

Савинцева З. Д. Паразитные грибы на луговых и пастбищных растениях Кабардино-Балкарии. Нальчик. 1982. 136 с.

Слонов Т. Л. Лихенофлора Кабардино-Балкарии и ее анализ. Нальчик, 2002. 131 с.

Чернецкая З. С., *Виноградов С. И.* Растительность Кабарды. Воронеж. 1926. 32 с.

Шхагапсоев С. Х. Анализ петрофитного флористического комплекса западной части Центрального Кавказа. Нальчик, 2003. 220 с.

Шхагапсоев С. Х., *Волкович В. Б.* Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана. Нальчик, 2002. 95 с.

Шхагапсоев С. Х., *Кожоков М. Х.*, *Криворотов С. Б.* Лишайники Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника. Нальчик—Краснодар, 2000. 87 с.

Шхагапсоев С. Х., *Старикова Н. В.* Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2002. 117 с.

SUMMARY

The history, current state and the prospects of development of the Herbarium in the Kabardin-Balkar State University are presented in the paper.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 633.2/.3.03 : 581.9

© К. А. Куркин

МЕТОДИКА ОЦЕНКИ ПРОДУКТИВНОСТИ ПАСТБИЩ ОКСКОЙ ПОЙМЫ НА ОСНОВЕ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

K. A. KURKIN. A METHOD OF ESTIMATION OF THE PRODUCTIVITY OF WATER-MEADOW PASTURES IN THE OKA RIVER FLOOD-PLAIN, BASED ON ECOLOGICAL AND GENETIC CLASSIFICATION

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов
140514 Луховицкий р-н, Московская обл., пос. Красная пойма
Поступила 25.08.2004

Изложена методика оценки продуктивности пастбищ Окской поймы представляет собой синтез укосного и ботанического методов на «матрице» эколого-генетической классификации, которая включает исходные экологические типы ценозов и ступени их пастбищной дигрессии. Укосным методом на эталонных участках каждого экологического типа определялись исходные (при отсутствии выпаса) среднемноголетние значения урожайности и питательной ценности травостоев. Ботаническим методом по составу ценозов количественно индицировались на ступенях пастбищной дигрессии изменения урожайности и поедаемости травостоев. Умножение урожайности на коэффициент поедаемости дает поедаемую массу. Пересчет последней в кормовые единицы основывается на среднемноголетних данных по питательности травостоев на эталонных участках каждого экологического типа.

Ключевые слова: экологический тип, ступень ПД (пастбищной дигрессии), коэффициенты урожайности и поедаемости, кормовые единицы.

Определение продуктивности пастбищ осложняет то, что на них при выпасе скота происходит одновременно и отчуждение травостоя, и его рост (Браун, 1957; Конюшков, Андреев, 1969).

Имеются 3 основных метода оценки продуктивности пастбищ: укосный (по урожайности трав), зоотехнический (по выходу животноводческой продукции) и ботанический (по видовому составу травостоя).

При укосном методе продуктивность оценивается количеством поедаемого корма, даваемого за сезон 1 га пастбища, и выражается в кормовых единицах. Если пастбище используется загонно-порционным способом, при котором в загонах выделяются для стравливания суточные порции, то перед каждым стравливанием укосным методом определяется запас корма, а после стравливания — количество нестравленных остатков. Разности между запасом и нестравленными остатками по каждому циклу стравливания в сумме составляют искомое сезонное количество поедаемого корма. При этом пробные площадки каждого учета должны размещаться на новых местах. Трудоемкость и техническая сложность такой методики очевидны. Кроме того полностью собрать срезанные нестравленные остатки практически невозможно. Поэтому нами был разработан и внедрен на пастбищах ОПХ «Красная пойма» (ныне ПНО «Пойма») визуальный способ учета, при котором скашивание заменялось измерением высоты и проективного покрытия травостоев перед стравливаниями и после них. Способ был основан на выявленной нами почти

функциональной зависимости (коэффициент корреляции 0.95—0.99) между произведением высоты травостоя на его проективное покрытие и урожайностью злаковых травостоев (Куркин, 1974; Куркин, Богатырева, 1982; Куркин, Горягин, 1983; Куркин и др., 1988).

Однако большинство пастбищ используется бессистемно («вольный» выпас). При этом травостои пастбищ в течение всего пастбищного периода находятся в стравленном состоянии.

В этих условиях наша методика визуальной оценки продуктивности неприемлема. При стационарных исследованиях применяют модификацию укосного метода с использованием передвижных «клеток», имеющих проволочные сетки, которые защищают травостои от стравливания. Каждый месяц клетки перемещаются на новое место с учетом количества отросшего под ними травостоя. Насколько такая методика учета отражает реальную продуктивность — неясно. Но совершенно понятна ее несовместимость с практикой геоботанических обследований пастбищ.

Зоотехнический метод представлен целым рядом методик. Однако основополагающим для них является определение продуктивности пастбищ по выходу животноводческой продукции (молока, привесов) с 1 га пастбища за сезон с последующим пересчетом в кормовые единицы. При этом требуется соблюдение целого ряда условий (Браун, 1957; Оценка продуктивности, 1990), делающих ее совершенно непригодной для геоботанических обследований. Вместе с тем перед укосным методом она имеет то преимущество, что вполне пригодна для учета и сопоставления продуктивности пастбищ, используемых загонно-порционно и бессистемно. Такое сопоставление проводилось еще в 30-х годах прошлого столетия в США. В первый год опыта загонный выпас по зоотехнически определяемой продуктивности на 23 % превышал вольный выпас, на второй год — лишь на 8 %, а в последующие годы превышение было несущественным (Смелов, 1947).

В Западной Европе зоотехническая оценка продуктивности пастбищ при загонно-порционном и вольном выпасе проводилась на низовозлаковых травостоях с преобладанием райграса пастбищного (*Lolium perenne*[1] L.).

В Великобритании преимуществ загонно-порционного выпаса составило 5—10 %, а в Голландии — лишь 1.5 % (Работнов, 1984), если учесть, что при вольном выпасе скот затрачивает больше энергии на сбор корма, чем при загонно-порционном, то фактическая продуктивность травостоя при вольном выпасе даже выше, чем при порционном. Секрет продуктивности вольного выпаса состоит в том, что почти непрерывное (с интервалом в несколько дней) подтравливание стимулирует непрерывное и интенсивное кущение, что обеспечивает преобладание в травостоях молодых интенсивно фотосинтезирующих листьев, а стабильно малая надземная масса снижает расходы на дыхание (Работнов, 1984; Куркин, Якушев, 1984).

При интенсификации вольного выпаса низовые злаки уступают место более пастбищеустойчивым розеточным двудольным, которые на частое отчуждение небольшого процента листьев реагируют более ускоренным их отрастанием, чем на более редкое, но и более полное отчуждение. Это дало основание Т. А. Работнову (1987) сделать предположение о наличии эволюционно сложившегося взаимоблагоприятствования между травоядными животными и пастбищеустойчивыми травянистыми многолетниками: животные слегка подтравливают, а травы «в ответ» ускоренно отрастают, «поставляя» пасущимся животным молодой питательный корм. При этом потенциально свойственная пастбищеустойчивым травам урожайность при интенсификации вольного выпаса не снижается.

---

[1] Названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987).

При геоботаническом обследовании пастбищ для оценки их продуктивности наиболее удобен ботанический метод, в основе которого лежит анализ видового состава травостоев, учитывающий поедаемость и потенциальную урожайность компонентов. Подчеркивая ценность и перспективность ботанического метода, М. Касл (1956) вместе с тем отмечал, что предложенные методики (в Голландии — Хартом и Де Фризом, в Англии — Дэвисом и в Германии — Клаппом) позволяют дать лишь относительную оценку продуктивности пастбищ и притом оставляют вне учета условия произрастания видов.

Нами разработана и ниже излагается методика синтеза ботанического метода с укосным на основе эколого-генетической классификации пастбищ, позволяющая оценить их продуктивность в ц/га поедаемой массы и кормовых единицах, причем с учетом как условий произрастания, так и ступени пастбищной дигрессии (ПД). Методика включает 3 этапа: на первом — оценивается валовая сезонная урожайности; на втором — поедаемая масса, на третьем — количество содержащихся в ней кормовых единиц.

Оценка валовой сезонной урожайности пастбищ окской поймы

И. В. Савченко (1986) показал, что урожайность природных сенокосов и пастбищ в основном определяется комплексом экологических условий, лежащих в основе их типологии. Эту закономерность подтверждает проведенный нами на эталонных участках мониторинг урожайности основных экологических типов лугов Окской поймы (Куркин, Комахин, 1997). При этом влияние на урожайность оказывали такие факторы, как степень поемности, аллювиальности и грунтового увлажнения. Но при однотипности этих факторов особенно ярко проявлялось влияние гранулометрического профиля почв. Так, например, на фоне грунтового увлажнения притеррасный белоусово-щучковый луг на песчаной почве имел среднемноголетнюю урожайность 18 ц/га воздушно сухой массы, а приматериковый щучково-злаковый луг на тяжелосуглинистой почве — 55 ц/га. Так, среди остепненных особо краткопоемных лугов серебристолапчатково-типчаковый, приуроченный к песчаному аллювию, имел среднемноголетнюю урожайность всего 12 ц/га, а свербигово-луговоовсяницево-гераниевый, приуроченный к аллювиальным тяжелосуглинистым почвам, — 50 ц/га (Куркин, Комахин, 1997).

Такие ведущие экологические факторы, как поемность, аллювиальность и гранулометрический профиль почв лугов Окской поймы, которые определяют урожайность исходных фитоценозов, при выпасе практически не изменяются. Поэтому они в той или иной степени предопределяют урожайность ценозов, возникающих под воздействием выпаса. Однако при этом на влияние экотопа накладывается воздействие выпаса, которое трансформирует и условия произрастания, и состав ценозов.

Изменение почвенных условий при выпасе связано с вытаптыванием и отложением экскрементов. Вытаптывание приводит к уплотнению верхнего слоя почвы (Смелов, 1947) и может вызывать деформацию поверхности. Однако при наличии упругой дернины, создаваемой низовыми злаками, выпас стимулирует воздухообмен почвы (Работнов, 1984), а связанное с выпасом уплотнение поддернового слоя усиливает капиллярное подпитывание дернины. Кроме того дернина предохраняет поверхность почвы от деформации.

Отложение экскрементов повышает в почве пастбищ содержание гумуса, общего азота, доступного фосфора, обменного калия, стимулирует ее биологическую активность (Смелов, 1947; Тоомре, 1966; Работнов, 1984).

Влияние выпаса на почвенное плодородие различных экологических типов лугов различно, неоднозначно и поливариантно. Поэтому изменения выпасов почвенного плодородия при оценке урожайности пастбищ целесообразно учитывать не прямо, а опосредовано — через изменения в составе фитоценозов, которые интегрально отражают воздействия и вытаптывания, и отложения экскрементов, и стравливания.

По данным А. А. Горшковой (1973), между изменениями под воздействием выпаса видового состава травостоев и их урожайностью существует прямая зависимость: если преобладание получают виды менее урожайные, чем исходные, то урожайность травостоев снижается, но если преобладание получают виды более урожайные, в сравнении с исходными, то урожайность на промежуточных стадиях пастбищной дигрессии возрастает.

Сезонная урожайность злаков коррелирует с мощностью их побегов в 1-м укосе и отаве (Куркин, 1983). Так, при оптимальных условиях кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) и ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) имеют примерно равную сезонную урожайность, тогда как овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) — значительно более низкую, что коррелирует с меньшей мощностью ее побегов как в 1-м укосе, так и в отаве.

При выпасе на лугах, как правило, верховые злаки сменяются низовыми, мощность побегов (вес, высота) которых значительно ниже.

Обобщение собственных данных (Ковалевский, Куркин, 1982; Куркин, 1983) и имеющихся в литературе (Матвеева, 1953; Натальин, 1980; Медведев, Сметанникова, 1981; Шекун, 1987 и др.) позволяет ранжировать верховые и полуверховые злаки по их относительной сезонной урожайности. Если принять урожайность *Bromopsis inermis* и *Dactylis glomerata* за 1.0, то урожайность *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. ориентировочно составит 1.2, *Phleum pratense* L. — 0.9, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski — 0.7. Сведения об урожайности низовых злаков неоднозначны: по данным Р. И. Тоомре (1966) на пастбищах мятлик луговой более урожаен, чем овсяница красная, а по данным Е. П. Матвеевой (1953), более урожайна овсяница красная. С учетом собственных данных принимаем коэффициент урожайности *Poa angustifolia* L., *Festuca rubra* L. и *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. равным 0.5, а *Nardus stricta* L., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Agrostis tenuis* Sibth., *A. stolonifera* L., *Anthoxanthum odoratum* L. — равным 0.3.

Если при оценке коэффициентов урожайности большинства видов злаковых трав можно опираться непосредственно на данные по их урожайности в одновидовых травостоях, то для оценки коэффициентов урожайности большинства видов двудольных приходится использовать косвенные параметры, увязывая их с укосными данными. К этим параметрам прежде всего относится высота побегов. Большинство высокорослых видов двудольных по урожайности близки к верховым злакам. Кроме того имеет значение характер и угол наклона листовых пластинок. Так, *Geranium pratense* L., с ее широкими и горизонтально расположенными листовыми пластинками, по урожайности не превышает низовые злаки. Существенное значение имеет коэффициент усушки. У ксероморфной *Potentilla argentea* L. он минимален, а у *Taraxacum officinale* Wigg. — в 2 с лишним раза больше, чем у злаков. Коэффициент урожайности розеточных видов двудольных практически совпадает с усредненным значением их «проективного веса», т. е. отношению между проективным обилием и долей в укосе (Куркин и др., 1998). Для *Taraxacum officinale* и *Fragaria viridis* Duch. он равен 0.2, для *Glechoma hederacea* L. — 0.1, для *Ranunculus repens* L. — 0.08, для *Potentilla anserina* L. — 0.06 и для *Lysimachia nummularia* L. — 0.03. Исключение составляет *Trifolium repens* L., который, как показывают

учеты урожайности его одновидовых травостоев, благодаря высокой отавности, несмотря на низкий проективный вес, имеет коэффициент сезонной урожайности порядка 0.35.

Геоботанические описания пастбищ в Окской пойме нами проводились перед началом выпаса на них скота (последняя декада мая). При этом на участках «полусбоя» наряду с многолетниками, в травостоях участвовали однолетники, а на участках «сбоя» они преобладали. Однако с началом пастбищного сезона они на этих участках вытаптывались, оголяя поверхность почвы. Поэтому их коэффициент урожайности приравнивался нами к нулю (0.0). Исключение составляет *Polygonum aviculare* L. s.l ., чрезвычайно устойчивая к вытаптыванию и интенсивно отрастающая после стравливаний до самого конца периода вегетации. С учетом имеющихся литературных данных (Горшкова, 1973; Медведев, Сметанникова, 1981 и др.) коэффициент ее сезонной урожайности принимается равным 0.2.

Видовые коэффициенты урожайности непосредственно применимы лишь к монодоминантным травостоям. Однако большинство исходных ценозов (ПД до 4.0) и их пастбищных модификаций полидоминантны. Поэтому для них необходимо вычисление средневзвешенных коэффициентов урожайности с учетом проективного обилия входящих в их состав видов. Для этого: 1) суммируются проценты проективного обилия видов с равными коэффициентами урожайности; 2) каждая из этих «парциальных» сумм умножается на соответствующий ей коэффициент урожайности; 3) полученные произведения суммируются; 4) полученная «интегральная» сумма, деленная на сумму проективных обилий всех видов, дает искомый средневзвешенный коэффициент урожайности полидоминантного травостоя.

Сопоставление вычисленных средневзвешенных коэффициентов урожайности исходных ценозов с их фактической среднемноголетней урожайностью на эталонных участках (табл. 1, графа ПД до 4.0) показывает, что степень соответствия между ними определяется степенью сходства лугового плодородия сопоставляемых экологических типов. Так, типы 9 и 10, сходные по луговому плодородию, имеют близкие друг другу и средневзвешенные коэффициенты урожайности (0.40 и 0.46) и фактическую среднемноголетнюю сезонную урожайность (24 и 25 ц/га). Типы 11 и 12, приуроченные к более плодородным тяжелосуглинистым почвам, имеют более высокие, но также близкие друг другу и коэффициенты урожайности (0.63 и 0.59), и фактическую среднемноголетнюю сезонную урожайность (50 и 60 ц/га). Напротив, типы 4 и 5 приурочены к резко различным по луговому плодородию почвам: тип 4 — к бедным, кислым, песчаным, а тип 5 — к богатым суглинистым с грунтовым питанием. Поэтому, несмотря на близкие друг другу коэффициенты урожайности (0.37 и 0.39), они имеют весьма различную фактическую урожайность (18 и 55 ц/га). Есть все основания полагать, что в пределах одного и того же экологического типа луга изменения его урожайности на ступенях ПД (по сравнению с исходной — ПД до 4.0) будут прямо пропорциональны изменениям средневзвешенных коэффициентов урожайности. Исходя из этого, по каждому экологическому типу рассчитана сезонная урожайность на различных ступенях ПД (табл. 1 — знаменатели).

Как показывают данные, на псаммофитно пустошных лугах (типы 2, 3 и 4) при умеренном выпасе (ПД 4—5) урожайность в сравнении с исходной ступенью (ПД до 4.0) повышается. Типы 5, 7 и 10 продолжают повышение урожайности и при интенсивном выпасе (ПД 5—6). Типы 9, 12 и 19 при умеренном и интенсивном выпасе практически не снижают урожайности, а типы 16, 18 и 20 резко снижают свою урожайность уже при умеренном выпасе. На последних ступенях ПД (6—7 и 7—8) всех типов урожайность резко снижается (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Средневзвешенные коэффициенты урожайности (числители) и валовая сезонная урожайность в ц/га воздушно сухой массы (знаменатели) травостоев основных экологических типов лугов Окской поймы на различных ступенях ПД

№ экологического типа	Исходный ценоз (ПД < 4)	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
		<4	4—5	5—6	6—7	7—8
2	Тонкополевицево-волосистоястребинковый	0.13 / 3.0	0.27 / 6.1			
3	Белоусовый	0.30 / 11.0	0.35 / 12.8			
4	Щучково-белоусовый	0.37 / 18.0	0.44 / 21.4			
5	Красноовсяницево-щучковый	0.39 / 55.0	0.44 / 61.5	0.50 / 70.5		
7	Едкоочитково-серебристолапчатковый	0.29 / 12.0	0.30 / 12.4	0.47 / 19.4		
9	Типчаковый	0.40 / 25.0	0.40 / 25.0	0.39 / 24.4	0.20 / 12.5	
10	Низовозлаково-полуницевый	0.46 / 24.0	0.50 / 26.0	0.67 / 35.0	0.25 / 13.0	0.20 / 10.4
11	Свербигово-лугово-овсяницево-гераниевый	0.63 / 50.0	0.60 / 47.6	0.52 / 41.3	0.32 / 25.0	
12	Узколистномятликово-пырейный	0.59 / 60.0	0.53 / 54.0	0.53 / 54.0	0.28 / 28.5	0.22 / 22.4
16	Кострецово-пырейно-канареечниковый	0.99 / 76.0	0.46 / 35.5	0.24 / 18.8	0.20 / 15.3	
18	Канареечниковый	1.18 / 82.0	0.40 / 28.0	0.19 / 13.5		
19	Пырейно-тимофеевковый	0.59 / 55.0	0.52 / 48.4	0.47 / 43.7	0.32 / 29.7	
20	Лисохвостно-щучково-пырейный	0.58 / 40.0	0.36 / 24.8	0.29 / 20.0	0.42 / 29.0	

Примечание. Номера экологических типов даны согласно нашей классификации (Куркин, Ярошенко, 1992).

Расчет поедаемой массы

Расчет включает 3 операции: 1) пересчет процентов проективного обилия видов в проценты от веса воздушно сухой массы травостоя; 2) вычисление средневзвешенного коэффициента поедаемости травостоя; 3) умножение урожайности травостоя на коэффициент его поедаемости.

Пересчет процентов проективного обилия в проценты от веса сводится к умножению процентов проективного обилия каждого вида на соответствующий ему коэффициент «проективного веса». Для исходных невыпасаемых травостоев (ПД до 4.0). Эти коэффициенты были определены нами на основе многолетних синхронных учетов на пробных площадках различных экологических типов лугов Окской поймы (Куркин и др., 1998).

На пастбищах, используемых бессистемно, непосредственное определение коэффициентов проективного веса видов практически невозможно. Для ориентировочной их оценки исходим из того, что при непрерывном стравливании происходит уменьшение различий между проективным весом высокорослых и низкорослых видов. При укосном использовании проективный вес многих видов располагается в пределах 1.2—0.8 (Куркин и др., 1998). При бессистемном выпасе их проективный вес приравниваем к 1.0, т. е. для них пересчета не требуется. Он необходим лишь для видов с высоким и низким проективным весом. К первым относится *Festuca rubra* (проективный вес на сенокосах 2.0) и некоторые другие виды. Интервал между проективным весом этих видов и 1.0 уменьшаем на 50 %.[2]

Крайне низкие укосные коэффициенты проективного веса розеточных и ползучих видов на пастбищах увеличиваем на 50 %, в частности для *Glechoma hederacea* — до 0.15, для *Ranunculus repens* — до 0.12 и для *Potentilla anserina* — 0.09.

Вычисление средневзвешенных коэффициентов поедаемости травостоев

Исходным «материалом» служат видовые коэффициенты поедаемости. Методика их оценки изложена нами ранее (Куркин и др., 1998). В двух предыдущих публикациях (Куркин, 2000, 2003) приведены и сами коэффициенты поедаемости крупным рогатым скотом (КРС) видов трав, представленных на основных типах лугов Окской поймы. Однако при этом для ядовитых и вредных для КРС видов указаны не коэффициенты поедаемости, а баллы ядовитости (вредности) со знаком минус. С учетом того, что КРС, избегая поедания ядовитых и вредных трав, оставляют нестравленными расположенные рядом побеги поедаемых видов, для вычисления средневзвешенных коэффициентов баллы ядовитости (вредности) преобразованы в отрицательные коэффициенты поедаемости: балл «–1» — в коэффициент «–0.30», балл «–1.5» — в «–0.45», балл «–2» — в «–0.60», балл «–2.5» — в «–0.75», балл «–3» — в «–0.90».

Техника вычисления средневзвешенных коэффициентов поедаемости травостоев аналогична вычислению средневзвешенных коэффициентов урожайности. Но коэффициенты поедаемости видов умножаются не на проценты их проективного обилия, а на их проценты от веса, полученные пересчетом (см. выше). Затем «парциальные» произведения суммируются и полученная сумма делится на сумму весовых процентов видов.

Как показывают данные (табл. 2), средневзвешенные коэффициенты поедаемости травостоев по градиенту ПД различных типов изменяются неоднозначно: на одних экологических типах они с увеличением интенсивности выпаса возрастают, на других — остаются без существенных изменений, на третьих — снижаются. Так, в экологическом типе 11 коэффициент поедаемости неуклонно повышается от исходной ступени ПД (до 4.0) до ПД 6—7 за счет выпадения из него таких плохо поедаемых двудольных, как *Geranium pratense*, *Bunias orientalis* L., *Thalictrum minus* L. (коэффициенты их поедаемости соответственно 0.2, 0.4, 0.5) и разрастанию отлично поедаемого *Poa angustifolia* (коэффициент поедаемости 0.96). Напротив, в экологическом типе 20 коэффициент поедаемости травостоя по градиенту ПД неуклонно падает по мере разрастания плохо поедаемой *Deschampsia cespitosa* (коэффициент поедаемости 0.46).

---

[2] Исключение составляют такие высокорослые избегаемые скотом виды, как *Carduus nutans* L. и *Artemisia absinthium* L., коэффициенты проективного веса которых на пастбищах не уменьшаем.

ТАБЛИЦА 2

Средневзвешенные коэффициенты поедаемости (числитель) и ц/га воздушно сухой поедаемой массы (знаменатель) травостоев основных экологических типов лугов Окской поймы на различных ступенях ПД

№ экологического типа	Исходный ценоз (ПД < 4)	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
		<4	4—5	5—6	6—7	7—8
2	Тонкополевицево-волосистоястребинковый	0.57/1.7	0.61/3.7			
3	Белоусовый	0.44/4.8	0.43/5.5			
4	Щучково-белоусовый	0.42/7.6	0.57/12.2			
5	Красноовсяницево-щучковый	0.60/33.0	0.63/38.7	0.77/54.3		
7	Едкоочитково-серебристолапчатковый	0.50/6.0	0.68/8.4	0.47/9.1		
9	Типчаковый	0.71/17.8	0.76/19.0	0.85/20.7	0.80/10.0	
10	Низовозлаково-полуницевый	0.80/19.2	0.80/20.8	0.90/31.5	0.70/9.1	0.79/8.2
11	Свербигово-лугово-овсяницево-гераниевый	0.73/36.5	0.83/39.5	0.89/36.9	0.93/23.3	
12	Узколистномятликово-пырейный	0.81/48.6	0.87/47.0	0.83/44.8	0.89/25.4	0.62/13.9
16	Кострецово-пырейно-канареечниковый	0.80/60.8	0.71/25.2	0.85/16.0	0.58/8.9	
18	Канареечниковый	0.75/61.5	0.68/19.0	0.73/9.9		
19	Пырейно-тимофеевковый	0.84/46.2	0.72/33.9	0.74/32.3	0.60/17.8	
20	Лисохвостно-щучково-пырейный	0.75/30.0	0.60/14.0	0.60/12.0	0.52/15.1	

Расчет поедаемой массы

Умножая валовую сезонную урожайность (знаменатели в табл. 1) на средневзвешенный коэффициент поедаемости травостоя (числители в табл. 2), получаем поедаемую КРС массу травостоя (в ц/га воздушно сухой массы) — знаменатели в табл. 2.

Как показывают данные, на промежуточных ступенях ПД (при умеренном выпасе — ПД 4—5 и при интенсивном выпасе — ПД 5—6) в экологических типах 2, 4, 5, 7, 9 и 10 поедаемая масса превышает исходную; в экологических типах 3, 11 и 12 она остается на уровне исходной; в типе 19 она умеренно снижается, а в типах 16, 18 и 20 — снижается весьма резко (табл. 2 — знаменатели). На конечных ступенях пастбищной дигрессии (ПД 6—7 и 7—8) на всех экологических типах отмечается резкое снижение поедаемой массы (табл. 2).

Продуктивность пастбищ в кормовых единицах поедаемой массы

Содержание кормовых единиц в 1 кг сухой массы корма интегрально отражает его питательность. На эталонных (невыпасаемых) участках при укосах брались пробы на биохимический анализ, при котором определялось содержание (в %) протеина, клетчатки, фосфора, калия и кальция. По этим данным рассчитывалось содержание кормовых единиц в 1 кг корма. Поскольку период мониторинга на эталонах включал как засушливые годы, так и годы с обилием осадков, полученные средние данные являются достаточно репрезентативными (Куркин, Комахин, 1997). Наиболее низкое содержание кормовых единиц имели травостои псаммофитно-пустошных лугов (тип 2 — 0.58, тип 3 — 0.41, тип 4 — 0.54) и псаммофитно-остепненный тип 7 (0.48). По остальным экологическим типам содержание кормовых единиц на 1 кг сухого корма находилось в пределах 0.61—0.67.

На «бессистемно» стравливаемых пастбищах непосредственная оценка содержания кормовых единиц в поедаемой массе практически невозможна. Анализ и обобщение литературных данных позволяют сделать следующий вывод: если принять содержание кормовых единиц в 1 кг сухой массы травостоев, отчуждаемых при укосной спелости (фаза начала цветения) за 100 %, то при отчуждении при пастбищной спелости (фаза кущения) оно составит в среднем 130 %. Исходя из этого, по каждому экологическому типу соответствующее ему исходное содержание кормовых единиц в 1 кг сухого корма (полученное на укосно используемых эталонах) для остальных ступеней ПД увеличивали на 30 %.

Для вычисления искомой продуктивности поедаемую массу (знаменатели в табл. 2), выраженную в ц/га, переводили в кг/га (т. е. увеличивали в 100 раз) и умножали на соответствующее содержание кормовых единиц в 1 кг. Полученные таким образом данные представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Среднемноголетняя продуктивность (в кормовых единицах поедаемой массы) основных экологических типов лугов Окской поймы на различных ступенях их пастбищной дигрессии

№ экологического типа	Исходный ценоз (ПД < 4)	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
		<4	4—5	5—6	6—7	7—8
2	Тонкополевицево-волосистоястребинковый	100	280			
3	Белоусовый	200	290			
4	Щучково-белоусовый	410	850			
5	Красноовсяницево-щучковый	2180	3330	4670		
7	Едкоочитково-серебристолапчатковый	290	520	560		
9	Типчаковый	1190	1650	1800		
10	Низовозлаково-полуницевый	1210	1810	2740	790	710
11	Свербигово-лугово-овсяницево-гераниевый	2450	3440	3290	2030	
12	Узколистномятликово-пырейный	3100	3900	3720	2110	1150
16	Кострецово-пырейно-канареечниковый	4070	2190	1390	770	
18	Канареечниковый	3880	1560	810		
19	Пырейно-тимофеевковый	2960	2810	2680	1480	
20	Лисохвостно-щучково-пырейный	1830	1110	950	1190	

Примечание. В рамки заключены ступени ПД с максимальной продуктивностью (в пределах данного экологического типа).

Как показывают эти данные, сбор «поедаемых» кормовых единиц на промежуточных ступенях ПД (4—5 и 5—6) выше исходных (на укосно используемых эталонах) в большинстве экологических типов. Исключение составляют лишь типы 16, 18 и 20 (табл. 3).

В экологических типах 5, 9 и 10 максимальная продуктивность достигается при интенсивном выпасе (ПД 5—6), в типах 11 и 12 при умеренном (ПД 4—5) и интенсивном выпасе продуктивность практически равная (максимальная), а в типе 19 она почти равная и при укосном использовании, и при умеренном выпасе, и при интенсивном выпасе (табл. 3). На последних ступенях ПД (6—7 и тем более 7—8) продуктивность резко падает во всех экологических типах (табл. 3).

Заключение

Изложенная методика оценки продуктивности пастбищ является синтезом укосного и ботанического методов на «матрице» эколого-генетической классификации, в которой каждый экологический тип луга представлен генетическим рядом ступеней его пастбищной дигрессии. Вся технологическая цепочка, ведущая к получению итоговых данных табл. 3, не представляет никаких трудностей для ее полной компьютеризации. Практическое использование данных этой таблицы при наличии геоботанических описаний пастбищ Окской поймы предельно просто. Для этого надо, используя ранее опубликованные нами ключи (Куркин, 1995), по описаниям определить их экологические типы и ступени их пастбищной дигрессии, а затем в табл. 3 найти их среднемноголетнюю продуктивность. При этом открывается возможность выяснить не только оптимальность или нерациональность использования каждого выделенного при обследовании контура, но и рекомендовать изменение пастбищной нагрузки в сторону оптимума там, где это необходимо, притом с указанием ожидаемого увеличения продуктивности (в кормовых единицах). Материалы периодически проводимых обследований пастбищ Окской поймы могут быть использованы для мониторинга их продуктивности в пределах как отдельных контуров, так и Окской поймы в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М., 1957. 316 с.

Горшкова А. А. Пастбища Забайкалья. Иркутск, 1973. 160 с.

Касл М. Методы оценки продуктивности сенокосов и пастбищ в умеренном климате // Использование и улучшение сенокосов и пастбищ. М., 1956. С. 425—446.

Ковалевский П. Г., Куркин К. А. Эффективность глубокого рыхления при осушении лугов // Гидротехника и мелиорация. 1982. № 4. С. 55—57.

Конюшков Н., Андреев А. Как определить продуктивность пастбищ? // Кормопроизводство. 1969. № 4. С. 43—45.

Куркин К. А. Динамика роста трав на орошаемых культурных пастбищах // Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань, 1974. С. 54—68.

Куркин К. А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 3—14.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Ключи-определители эколого-генетических синтаксонов лугов Окской поймы и рациональных способов их использования // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. 19—32.

Куркин К. А. Эколого-генетическая классификация и анализ пастбищных модификаций остепненных лугов Окской поймы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 67—79.

Куркин К. А. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы как основа для выявления оптимальных ступеней их пастбищной дигрессии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 18—29.

Куркин К. А., Богатырева В. В. Динамика приростов надземной массы орошаемых луговых фитоценозов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1618—1626.

Куркин К. А., Горягин А. А. Новый способ определения продуктивности орошаемых культурных пастбищ // Кормопроизводство. 1983. № 8. С. 36—38.

Куркин К. А., Комахин П. И. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Оценка укосной продуктивности лугов Окской поймы // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 35—47.

Куркин К. А., Комахин П. И., Коптелова С. Г. Оценка качества естественных сенокосов по данным их геоботанических описаний // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 53—65.

Куркин К. А., Свиридов И. С., Панферов Н. В., Комахин П. И. Максимум кормов с пойменных сенокосов и пастбищ // Чтобы не было потерь. М., 1988. С. 49—75.

Куркин К. А., Якушев Д. В. Биологические основы интенсивного использования луговых травостоев // Интенсификация лугопастбищного хозяйства: Сб. научн. тр. ВНИИ кормов. Вып. 30. М., 1984. С. 30—38.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Матвеева Е. П. Сенокосы и пастбища и меры их улучшения. М.; Л., 1953. 110 с.

Медведев П. Ф., Сметанникова А. И. Кормовые растения Европейской части СССР. Л., 1981. 336 с.

Натальин И. П. Продуктивность различных видов трав и травосмесей в пойме р. Оки // Кормопроизводство. Вып. 23 (Производство кормов на пойменных землях). М., 1980. С. 51—57.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомиров. М., Ч. 1. 1986. 240 с. Ч. 2. 1987. 224 с.

Оценка продуктивности пастбищ (методические указания). М., 1990. 16 с.

Работнов Т. А. Луговедение. 2-е изд. М., 1984. 319 с.

Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. М., 1987. 160 с.

Савченко И. В. Взаимосвязь между типологией и продуктивностью природных пастбищ и сенокосов лесостепной и степной зон страны // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986. С. 99—102.

Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., 1974. 232 с.

Тоомре Р. И. Долголетние культурные пастбища. М., 1966. 400 с.

Шекун Г. М. Использование пойменных земель в кормопроизводстве. Кишинев, 1987. 294 с.

SUMMARY

The offered method of estimation of the productivity of water-meadow pastures in the Oka River flood-plain represents a synthesis of the mowing and botanical methods on the «matrix» of ecological and genetic classification, the latter including initial ecological types of coenoses and levels of their pasture digression. The mowing method serves to determine the initial (without pasturage) average annual yield and nutritive value of grass stand on standard plots of each ecological type. The botanical method serves to indicate quantitatively the changes in the grass yield and edibility by determining a coenosis composition on different levels of the pasture digression. The multiplication of the yield by the edibility rate gives the edible mass. The conversion of the latter into feed units is based on the average annual data of the grass stands nutritive value on the standard plots of each type.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 582.6/.9 : 576.316.7 (571.61)

© Н. С. Пробатова, А. В. Шатохина, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ДВУДОЛЬНЫХ ФЛОРЫ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

N. S. PROBATOVA, A. V. SHATOKHINA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME DICOTYLEDONS OF THE FLORA OF THE AMUR REGION

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
Поступила 26.08.2004

Приводятся числа хромосом (2n) для 44 видов двудольных флоры Амурской обл. из 39 родов и 21 семейства. Впервые установлено число хромосом у *Lythrum intermedium* Ledeb., для *Acalypha australis* L. получено новое (неизвестное ранее) число хромосом. Ряд видов исследован впервые для Российской Федерации (РФ) или для российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, двудольные, флора, Амурская обл., Российский Дальний Восток.

Приводятся новые результаты кариологического изучения флоры российской части бассейна р. Амур в пределах Амурской обл. Они являются частью многолетних исследований чисел хромосом у видов флоры южной части российского Дальнего Востока (РДВ), осуществляемых в Лаборатории высших растений Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН).

В этом сообщении числа хромосом определены в основном аспиранткой А. В. Шатохиной (Денисенко) при изучении ею флоры открытых угольных разработок в Амурской обл., а также Э. Г. Рудыкой (с пометкой «Э. Р.»); сюда включены и некоторые определения хромосом, выполненные А. П. Соколовской («А. С.»): эти данные оставались неопубликованными при жизни автора. Составила комментарии и подготовила сообщение Н. С. Пробатова. Звездочкой отмечены виды, у которых число хромосом впервые определено для территории РФ, а также новое для вида число хромосом. Заносные виды приведены со значком «+».

В целях сокращения количества источников в аннотациях к видам, ссылки здесь даны преимущественно на справочные издания и «индексы», содержащие соответствующие работы разных авторов.

Apiaceae

Ostericum viridiflorum (Turcz.) Kitag. (*Angelica viridiflora* (Turcz.) Benth. ex Maxim.), **2n = 22** (Э. Р.). Амурская обл. (далее — АО), Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 18 км к западу от с. Варваровка, разнотравный луг, 2001 г., № 8733, А. Денисенко.

Этот преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид более известен под синонимичным названием *Angelica viridiflora*. На РДВ наиболее распро-

странен в южной половине Приморского края, где число хромосом у него неоднократно определяли: 2n = 22 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1994). Для бассейна Амура — это первое определение хромосом у вида. За пределами РФ данных нет. *O. viridiflorum* входит в небольшую восточноазиатскую группу близкородственных видов с 2n = 22, где лишь у *O. maximowiczii* (F. Schmidt) Kitag. (*Angelica maximowiczii*) выявляли, кроме 2n = 22, также 2n = 44 (Агапова и др., 1990; Волкова, Басаргин, 2002).

Asteraceae

Artemisia rubripes Nakai, **2n = 16.** АО, Октябрьский р-н, 17 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, откос дренажной траншеи, 2001 г., № 8703, А. Денисенко.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид; занесен в Японию (на о-в Хоккайдо). Это второе определение хромосом у *A. rubripes* в РФ. Ранее *A. rubripes* был исследован в Приморском крае близ Владивостока, а вне РФ — также в Китае и Японии: везде неизменно 2n = 16 (Index ..., 1984, 1991, 1998; Агапова и др., 1990), так что единственное литературное указание 2n = 18 (наряду с 2n = 16) вряд ли относится к этому виду. У близких к нему видов флоры РДВ — *A. feddei* Lévl. et Vaniot и *A. sylvatica* Maxim. из Приморского края — также 2n = 16 (Волкова, Бойко, 1989; Агапова и др. 1990). Отметим, что 16-хромосомные виды полыни очень немногочисленны во флоре РДВ.

A. selengensis Turcz. ex Bess., **2n = 36.** АО, Октябрьский р-н, 16 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, северный склон отвала, злаково-полынная залежь, 2001 г., № 8688, А. Денисенко.

Преимущественно амуро-корейский луговой, полусорный вид. Это первое определение хромосом у *A. selengensis* на Верхнем Амуре. Ранее число хромосом у *A. selengensis* определяли в Приморском крае, Хасанский р-н (Агапова и др., 1990), также имеются наши данные с о-ва Русский близ Владивостока и из бассейна оз. Ханка: везде 2n = 36. Указание же 2n = 16 у японских авторов (Хромосомные..., 1969), несомненно, относится к какому-то другому виду.

Aster tataricus L., fil., **2n = 54.** АО, Октябрьский р-н, 16 км к западу от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, разнотравный луг в 100 м от отвала, 2001 г., № 8697, А. Денисенко.

Амуро-японский опушечно-луговой вид. Его изучали в кариологическом отношении в Приморском крае (о-в Русский в заливе Петра Великого), а за пределами РДВ — в Сибири и, кроме того, в Корее и Японии: также 2n = 54 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 2003, и др.; Агапова и др., 1990). Это единственный гексаплоидный (6x, при x = 9) индигенный вид астры во флоре РДВ.

Crepis tectorum L., **2n = 8.** АО, Октябрьский р-н, 20 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, юго-западный склон отвала, 2001 г., № 8685, А. Денисенко.

Евразиатский отмельно-луговой вид, антропофит. Заносный характер его на РДВ сомнителен (по крайне мере, в материковой части региона). На РДВ этот вид был ранее исследован в Приморском крае (близ г. Уссурийска и в бассейне оз. Ханка), также в Хабаровском крае, а в Амурской обл. — у г. Благовещенска: всюду 2n = 8 (Агапова и др., 1990; Волкова, Басаргин, 2002). Многочисленные определения хромосом у *C. tectorum* во всем мире также обнаруживают 2n = 8, лишь очень

редко — 2n = 8 + 1 – 3 B и 2n = 12 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 2003; Агапова и др., 1990), и в целом для рода *Crepis* L. большинство определений хромосом показывают именно 2n = 8. *C. tectorum* — диплоид (2x, при x = 4), но в этом роде наблюдаются разнообразные основные (базовые) числа хромосом (x = 3, 4, 5, 7). Род еще слабо исследован в кариологическом отношении на РДВ.

Hieracium umbellatum L., **2n = 27.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 22 км от с. Варваровка, разнотравный луг, 2000 г., № 8866, А. Денисенко.

Голарктический, преимущественно опушечно-луговой (на РДВ) вид, с широкой экологической амплитудой (выходит и на морские побережья РДВ). Для *H. umbellatum* многочисленные источники мировой литературы приводят 3 числа хромосом (уровни плоидности: 2x, 3x, 4x) — это преимущественно 2n = 27, реже 2n = 18, еще реже — 2n = 36; имеются отдельные указания 2n = 18 + 0 – 1 B и 2n = 54 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 2000, 2003; Агапова и др., 1990). При этом, по крайней мере, в восточноазиатской части ареала (в том числе на РДВ, где вид был исследован многими авторами в Приморском крае, на Амуре, на Камчатке) все определения хромосом показывают 2n = 27, то же наблюдаем и в Японии (о-в Хоккайдо), а также в Прибайкалье. Большой интерес представляет изучение распределения внутривидовых рас с различной плоидностью в ареале вида. В Амурской обл. (Джалинда) вид был исследован С. А. Волковой и Э. В. Бойко (1986): также 2n = 27.

Ligularia fischeri (Ledeb.) Turcz., **2n = 60** (А. С.). АО, 18 км к востоку от г. Шимановска, окр. ж.-д. ст. Селеткан, опушка лиственнично-соснового леса, 1976 г., № 4634, Н. Пробатова.

Преимущественно амуро-японский опушечно-луговой вид, очень полиморфный. На РДВ *L. fischeri* был исследован в Приморском крае и на Сахалине (Гурзенков, 1973 и наши данные), за пределами РФ известны 2 определения хромосом в Японии, относящиеся к 1960-м годам (Хромосомные..., 1969). Это первое определение хромосом у *L. fischeri* в бассейне Амура. Гексаплоидное число хромосом 2n = 60 у вида константно.

Picris davurica Fisch. (*P. koreana* (Kitam.) Worosch.), **2n = 10.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 17 км к западу от с. Варваровка, разнотравный луг в 400 м от монтажной станции, 2000 г., № 8932, А. Денисенко.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Хотя с этим видом ныне объединяется *P. koreana* (Kitam.) Worosch. (Баркалов, 1992), эта точка зрения не была учтена С. К. Черепановым (1995), и последний автор традиционно принимал эти виды за самостоятельные. Ранее определения хромосом у вида были проведены в Приморском крае (о-в Попова в заливе Петра Великого; бассейн р. Раздольная у Тереховки), а в Амурской обл. — близ Норска и Селеткана (Агапова и др., 1990; в том числе для «*P. hieracioides*»): везде 2n = 10. Возможно, что к этому виду относятся также определения хромосом, приведенные для *P. hieracioides* L. из Японии (Хромосомные..., 1969, и др.). Последний вид на РДВ отсутствует.

Pterocypsela indica (L.) Shih, **2n = 18**. АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 18 км от с. Варваровка, пониженный влажный участок между отвалами, 2000 г., № 8868, А. Денисенко.

Восточно-южноазиатский опушечно-луговой, полусорный вид, очень полиморфный. К числу широко известных синонимов относятся: *Lactuca indica* L. (включая

var. *laciniata*), *L. squarrosa* (Thunb.) Maxim. Этот вид сравнительно мало исследовали РДВ: число хромосом для него было определено в Приморском крае: в бассейне оз. Ханка близ Вадимовки (Пробатова, Соколовская, 1990 — как *Lactuca squarrosa*), а также имеются наши данные с о-ва Русский в заливе Петра Великого и из бассейна р. Раздольная (Суйфун): 2n = 18. Вне РФ все авторы также приводят для вида 2n = 18, в том числе из Китая, Кореи, Японии и о-ва Тайвань (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1991, 1998, 2003).

Saussurea amurensis Turcz., **2n = 26** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, правый берег р. Мутная, в 0.5 км по трассе ниже моста, 1979 г., № 8996, В. Костин; Шимановский р-н, устье р. Чукан, 1979 г., № 9000, В. Костин.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид, очень полиморфный, что подтверждает и наличие у него нескольких кариологических рас (2n = 26, 48, 52, 54, 78 — Агапова и др., 1990). Примечательно, что в бассейне Амура у вида нами вновь выявлена диплоидная раса (2n = 26). Однако в бассейнах притоков Амура — Буреи и Амгуни у *S. amurensis* известны полиплоидные числа хромосом — 2n = 52 и 2n = 54 (Ростовцева, Нечаев, 1981; Волкова, Басаргин, 2002). В Приморском крае (Терней и бухта Лазурная близ Владивостока) у *S. amurensis* выявили 2n = 52 (Гурзенков, 1973; Волкова, Басаргин, Горовой, 1994), но в Приханковье (оз. Ханка относится к бассейну Амура) — снова 2n = 26 (Пробатова и др., 2004). Диплоидная раса в пределах полиморфного вида может указывать на наиболее древнюю часть его ареала.

Serratula manshurica Kitag., **2n = 22.** АО, Октябрьский р-н, 16 км к западу от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, разнотравный луг, 2001 г., № 8698, А. Денисенко.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-лесной вид. До сих пор для вида были известны 3 определения хромосом, и все они — из Приморского края (бассейн Японского моря): 2n = 22 (Пробатова, Соколовская, 1990; Волкова, Бойко, 1989 — как «*S. coronata*»; Волкова, Бойко, Гавриленко, 1999). В бассейне Амура вид исследован впервые. Такое же число хромосом 2n = 22 известно из Сибири для близкого вида *S. coronata* L. (Агапова и др., 1990), который не представлен на РДВ.

Turczaninowia fastigiata (Fisch.) DC., **2n = 18** (Э. Р.) АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез в 16 км от с. Варваровка, сырой луг, 2001 г., № 8735, А. Денисенко.

Амуро-японский луговой вид, единственный представитель монотипного восточноазиатского рода. Для вида с РДВ существует единственное определение числа хромосом в Приморском крае (бассейн оз. Ханка): 2n = 18 (Пробатова, Соколовская, 1990); кроме того, известен ряд более ранних работ японских авторов (Хромосомные..., 1969) для «*Aster fastigiatus*». Диплоидное число хромосом 2n = 18 характерно для очень многих астровых флоры РДВ.

Betulaceae

Betula davurica Pall., **2n = 56** (А. С.). АО, Мазановский р-н, северная окраина с. Новокиевский Увал, склон холма, 1976 г., № 4590, Н. Пробатова.

Амуро-корейский лесной вид. Ранее на РДВ он был исследован лишь однажды в Приморском крае (у Владивостока): 2n = 56 (Гурзенков, 1973). Вне РФ известны 2 источника, сообщающие для *B. davurica* 2n = 56 и 2n = с. 90 (Хромосомные...,

1969), последнее указание относится к 1920-м годам и нуждается в подтверждениях.

B. platyphylla Sukacz. (*B. mandshurica* (Regel) Nakai), **2n = 28** (А. С). АО, Селемджинский р-н, 2 км к востоку от пос. Норск, сосново-березовая роща, 1976 г., № 4577, Н. Пробатова.

Восточносибирско-дальневосточный лесной вид. До последнего времени на РДВ эти виды не объединяли (и у С. К. Черепанова, 1995 они также рассматриваются как самостоятельные). Было известно 2 определения хромосом — из Амурской обл. (Экимчан) для «*B. platyphylla*» и из Приморского края (Владивосток) — для «*B. mandshurica*», оба — 2n = 28 (Гурзенков, 1973). У японских авторов (Index..., 2003) имеется указание 2n = 28 для *B. platyphylla* var. *japonica* Hara, однако по С. К. Черепанову (1995) это название является синонимом другого вида флоры РДВ — *B. kamtschatica* (Regel) Jansson ex V. Vassil. Впрочем, это последнее название, как и *B. cajanderi* Sukacz. (с 2n = 28 — Жукова, 1969: Колымское нагорье) также синонимизируются ныне с *B. platyphylla* (Недолужко, Скворцов, 1996).

Brassicaceae

*+*Neslia paniculata* (L.) Desv., **2n = 14** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, на разнотравном лугу и на отвалах почвенного слоя, 2001 г., № 8730, А. Денисенко.

Средиземноморский сорный вид, однолетник, широко расселившийся в северном полушарии; занесен и на РДВ, где он отмечается в большинстве районов, особенно на Верхнем и Среднем Амуре, на юге Приморского края (хотя везде спорадичен). В РФ *N. paniculata* исследован впервые. Это относительно слабо изученный вид: кроме диплоидного числа хромосом 2n = 14 (имеются 4 литературных указания), для *N. paniculata* и его разновидностей сообщаются также числа хромосом 2n = 28 и 42 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1988), для последних двух указаний необходимы новые подтверждения.

Cannabaceae

+*Cannabis sativa* L., **2n = 20.** АО, Октябрьский р-н, 16 км к западу от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, 2001 г., № 8686, А. Денисенко.

Широко распространенный по земному шару сорный вид (возможно, одичавший из культуры), на РДВ — расселившийся преимущественно в южных районах. В нашем регионе исследован впервые. В Сибири также определяли для него 2n = 20, и в очень многочисленных литературных источниках для комплекса *C. sativa* (включая *C. ruderalis* Janisch.) в основном приводят это же число хромосом, а 2n = 35, 36, 40 из Китая — возможно, результат культуры (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003).

Caryophyllaceae

*+*Psammophiliella muralis* (L.) Ikonn. (*Gypsophila muralis* L.), **2n = 34** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, 0.5 км к востоку от с. Варваровка, разнотравный луг, вдоль тропы, 2001 г., № 9162, А. Денисенко.

Средиземноморский сорный вид, заносный на РДВ, где он расселился в южной материковой части региона. В РФ число хромосом исследовано впервые. Хотя этот вид относится к малоисследованным в кариологическом отношении, почти все

авторы приводят для него (под названием «*Gypsophila muralis*») число хромосом 2n = 34, и лишь однажды — 2n = 30 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1994, 2000).

Silene repens Patrin, **2n = 24.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 15 км от с. Варваровка, разнотравный луг, 2001 г., № 9141, А. Денисенко.

Восточноевропейско-североамериканский опушечно-луговой и отмельный вид, антропофит. Очень полиморфен, что находит отражение и в его кариологической характеристике: для *S. repens* известно 2 числа хромосом (уровни плоидности — 2х и 4х). По многочисленным источникам, для *S. repens* чаще приводится тетраплоидное число хромосом 2n = 48, которое выявляли на Камчатке, на Нижнем Амуре, а за пределами РДВ в Сибири (Алтай, Тува), а также в Китае, в то время как диплоидная раса (с 2n = 24) приводится для Южной Чукотки, о-ва Врангеля, Восточных Саян и Северной Америки (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1988, 1996, 1998; Агапова, и др., 1990; Пробатова, Соколовская, 1995). Представляет интерес изучение распределения хромосомных рас в ареале вида и, в частности, на антропофитных местообитаниях, которые он охотно занимает. Диплоидная раса *S. repens* для бассейна Амура установлена впервые.

Chenopodiaceae

Chenopodium album L., **2n = 18.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 18 км от с. Варваровка, склон отвала восточной экспозиции, 2000 г., № 8934, А. Денисенко.

Почти космополитный сорный вид, очень полиморфный и неплохо изученный в кариологическом отношении во всем мире. Однако на РДВ — это первое определение хромосом для *C. album*, причем нами получено относительно редкое диплоидное число хромосом у вида, где, несомненно, наиболее обычна гексаплоидная раса, с 2n = 54, а также известна тетраплоидная, с 2n = 36; в единичных случаях — 2n = 108 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003; Агапова и др., 1990). Отметим, что почти все исследованные до настоящего времени на РДВ виды мари также обнаруживают здесь диплоидное число хромосом 2n = 18.

Corispermum elongatum Bunge, **2n = 18.** АО, Октябрьский р-н, 20 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, склон отвала западной экспозиции, 2001 г., № 8705, А. Денисенко.

Амуро-корейский (?) отмельный вид. Ранее он был нами исследован в бассейне р. Раздольная (Суйфун) в Приморском крае (Пробатова, Соколовская, 1990), ныне имеются также наши данные с р. Уссури (Большехехцирский заповедник). Литературных данных по хромосомам *C. elongatum* нами не обнаружено. У всех изученных до сих пор представителей голарктического отмельного рода *Corispermum* L. известно только диплоидное число хромосом 2n = 18 (Хромосомные..., 1969).

Salsola collina Pall., **2n = 18.** АО, Октябрьский р-н, 18 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, склон отвала западной экспозиции, в районе третьей разрезной траншеи, 2001 г., № 8687, А. Денисенко.

Восточноевропейско-азиатский отмельный, полусорный вид, распространившийся по всему северному полушарию. В кариологическом отношении мало исследован: нам известны лишь 2 более ранних определения хромосом у *S. collina*,

в том числе из Сибири: 2n = 18 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1996). На РДВ *S. collina* исследован впервые.

Dipsacaceae

Scabiosa lachnophylla Kitag., **2n = 18.** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 50 км к юго-востоку от ж.-д. ст. Архара, склон сопки, остепненный луг, 2001 г., № 8765, В. Капустина.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид, единственный представитель крупного рода *Scabiosa* L. на РДВ. До сих пор были определения хромосом у *S. lachnophylla* из Приморского края: в бассейне оз. Ханка и из Сихотэ-Алинского заповедника: везде 2n = 18 (Пробатова и др., 2004). Однако с п-ова Гамова приводят 2n = 16 (Волкова и др., 1999), что вызывает сомнения. Других данных в литературе не найдено.

Euphorbiaceae

Acalypha australis L., * **2n = 20** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, склон отвала западной экспозиции в районе третьей разрезной траншеи, 2000 г., № 9169, А. Денисенко. **2n = 40** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, окр. пос. Архара, сорное на поле, 2001 г., № 8762, В. Капустина.

Восточноазиатско-американский отмельный и сорный вид (описан из Южной Америки). Полученное нами число хромосом 2n = 20 (по-видимому, диплоидное, 2x) является новым для вида, который оказался кариологически полиморфным. Надо сказать, что 2n = 40 представляется более правильным, чем наши прежние определения 2n = 42 — в Приморском крае, бассейн р. Суйфун (Агапова и др., 1990), так как для *A. australis* из Китая и Японии указывают именно 2n = 40 (Index..., 1991, 1998), и многие виды в этом очень крупном и сложном роде характеризуются числом хромосом 2n = 20. Однако у другой части его видов наблюдается 2n = 14, что позволяет предполагать в этом роде также основное число x = 7 (Index..., 1981, 1984, 1985). Наконец, недавно для *A. australis* сообщили 2n = 32, из Китая (Index..., 2003). Представляет интерес дальнейшее исследование этого сорного вида южного происхождения, который, по нашим наблюдениям, расширяет свой ареал на РДВ.

Fabaceae

Astragalus uliginosus L., **2n = 16.** АО, Октябрьский р-н, окр. с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, северо-западный склон отвала, 2000 г., № 9158, А. Денисенко.

Сибирско-дальневосточный отмельно-луговой вид, распространенный в южной континентальной части РДВ (преимущественно в бассейне Амура). Определения хромосом у *A. uliginosus* ранее проводились в Приморском крае (бассейн Японского моря), а также в Сибири, и во всех случаях у вида было выявлено диплоидное число хромосом 2n = 16 (Index..., 1988, 1994; Агапова и др., 1990). Вне РФ данных нет.

Kummerowia stipulacea (Maxim.) Makino, **2n = 20.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 18 км от с. Варваровка, отвал южной экспозиции, 2001 г., № 8684, А. Денисенко.

Амуро-корейский отмельный, полусорный вид. Однолетник. В пределах этого вида (как и у близкого к нему *K. striata* (Thunb.) Schindl.) достоверно выявляется 2 числа хромосом: 2n = 20 и 2n = 22, что мы наблюдали в Приморском крае близ Владивостока и на островах залива Петра Великого; из Китая для *K. stipulacea* сообщается 2n = 22 (Хромосомные..., 1969 — как «*Lespedeza stipulacea*»; Соколовская, Пробатова, Рудыка, 1989; Index..., 1990 и наши данные).

Lathyrus quinquenervius (Miq.) Litv. ex Kom., **2n = 14.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 20 км от с. Варваровка, у подножья отвала, 2000 г., № 8864, А. Денисенко.

Амуро-японский опушечно-луговой вид. На РДВ число хромосом у *L. quinquenervius* было известно по единственному определению из Хасанского р-на Приморского края (Павлова и др., 1989); также оно известно из Китая (Index..., 1991). Хромосомное число у видов чины практически одинаково — 2n = 14.

Melilotoides ruthenica (L.) Soják, **2n = 16** (2 sat.) (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 23 км от с. Варваровка, разнотравный луг у дамбы, 2001 г., № 9163, А. Денисенко.

Сибирско-дальневосточный скально-луговой вид. Редкий вид на РДВ, заходит только в Амурскую обл. (Нижне-Зейский флористический район). Число хромосом у вида на РДВ исследовано впервые. Из Китая также сообщали для «*Melissitus ruthenicus*» 2n = 16, как и для других видов рода (Index..., 1998, 2003). У второго вида рода *Melilotoides* Heist. ex Fabr. (*Melissitus* Medik.) во флоре РДВ, эндемичного *M. schischkinii* (Vass.) Soják, несомненно, также 2n = 16 (Рудыка, 1986 — как «*Melissitus schischkinii*, 2n = 14, 16»).

Vicia unijuga A. Br., **2n = 24.** АО, Октябрьский р-н, 3 км к западу от с. Варваровка, березовая роща, 2001 г., № 9157, А. Денисенко.

Сибирско-дальневосточный опушечно-лесной вид, широко распространенный в южной части РДВ и очень полиморфный. Полиморфизм *V. unijuga* находит отражение в существовании внутри вида 2—3 кариологических рас, с 2n = 12 (преобладает), 2n = 24 и редко — 2n = 36; указание же 2n = 14 вряд ли относится к этому виду (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1990, 1991, 1994, 1996, 1998). Более редкую тетраплоидную расу *V. unijuga* (с 2n = 24) иногда приводили из Приморского края, близ Владивостока, и с островов залива Петра Великого (Рудыка, 1986 и наши данные), а также из Китая, Кореи и Японии (Index..., 1990, 1991, 1998), а гексаплоидную (с 2n = 36) — из Японии (Хромосомные..., 1969). Здесь следует отметить, что число хромосом 2n = 24 для «var. *apoda*», скорее всего, относится к другому, близкому амуро-корейскому лесному виду *V. ohwiana* Hokokama, с которым эта разновидность синонимизируется (однако в наших исследованиях в Приморском крае для *V. ohwiana* выявлялось лишь 2n = 12). Числа хромосом и взаимоотношения этих двух близких видов нуждаются в дальнейшем изучении.

V. woroschilovii N. S. Pavlova (*V. japonica* auct.), **2n = 24** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, 18 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, отвал южной экспозиции, 2001 г., № 8745, А. Денисенко.

Преимущественно амуро-корейский (амуро-японский?) опушечно-луговой вид, едва заходящий на Сахалин (возможно, и в Японию?), где его замещает *V. japonica* A. Gray. Тетраплоид (4x, при x = 6). Для этого вида существовали 2 определения хромосом — из Приморского края (близ г. Владивостока), 2n = 24 (Рудыка, 1986 — как «*V. japonica*»; Соколовская и др., 1989). Мы также предполагаем, что

указания 2n = 24 для «*V. japonica*» из Северо-Восточного Китая (как и из Читинской обл.) могут относиться к *V. woroschilovii* (Агапова и др., 1990; Index..., 1998). В отличие от *V. woroschilovii*, *V. japonica* A. Gray (*V. heterophylla* Worosch.) — сахалино-корейско-японский (циркумяпономорский) прибрежноморской петрофильный вид, диплоид, с 2n = 12 (Павлова, Пробатова, Соколовская, 1989; Соколовская, Пробатова, Рудыка, 1989; Агапова и др., 1990; Index..., 1991, 1996).

Gentianaceae

Gentiana macrophylla Pall., **2n = 26** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 15 км от с. Варваровка, разнотравный луг, 2000 г., № 8484, А. Денисенко.

Сибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид, кальцефит. На РДВ он наиболее распространен на Верхнем и Среднем Амуре. Сравнительно мало изученный вид. Был исследован на РДВ лишь однажды, в Приморском крае в бассейне р. Рудной (Пробатова, Соколовская, 1995), а также в Сибири и за пределами РФ в Китае: хотя для *G. macrophylla* приводится диплоидное число хромосом 2n = 26, но известны, кроме того, числа 2n = 24, 42, 52 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Малахова, Маркова, 1994; Index..., 1994, 1996, 1998). Наличие у *G. macrophylla* внутривидового полиморфизма по числу хромосом нуждается в новых подтверждениях.

Geraniaceae

Geranium sibiricum L., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, окр. с. Варваровка, южный склон отвала, 2000 г., № 9154, А. Денисенко.

Евразиатский опушечно-луговой и полусорный вид (занесен и в Северную Америку). На РДВ он был исследован на Нижнем Амуре и на Сахалине: 2n = 28; это же число хромосом приводится для *G. sibiricum* из Японии и других частей ареала вида (Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 2003; Агапова и др., 1990; Пробатова, Рудыка, Соколовская, 1996).

G. wlassowianum Fisch. ex Link, **2n = 28** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 3 км к северу от пос. Архара, влажный луг, 2001 г., № 8556, В. Капустина.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Вид еще слабо исследован в кариологическом отношении. В Приморском крае близ Владивостока мы выявили у *G. wlassowianum* 2n = 28 (Пробатова и др., 1991) и 2n = 56 в бассейне р. Рудной (Пробатова, Соколовская, 1988). В литературе имелось единственное указание числа хромосом для вида, относящееся к 1930-м годам: 2n = 56 (Хромосомные..., 1969). Это единственный вид герани с переменной плоидностью, обнаруженный на РДВ, где все остальные виды — с 2n = 28 (Агапова и др., 1990 и наши данные). Необходимы дальнейшие исследования *G. wlassowianum*. В бассейне Амура число хромосом у вида определено впервые.

Hypericaceae

Hypericum ascyron L., **2n = 18.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 17 км от с. Варваровка, разнотравный луг в 20 м от отвала, 2001 г., № 8709, А. Денисенко.

Сибирско-североамериканский опушечно-луговой вид. На РДВ он распространен преимущественно в бассейне Амура. На РДВ *H. ascyron* исследован впервые.

Сравнительно немногочисленные исследования *H. ascyron* показали несколько чисел хромосом: 2n = 16, 18, 20—22, причем все эти числа были обнаружены у вида и в Сибири; из Японии же для *H. ascyron* приводится 2n = 18 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1994; Агапова и др., 1990; Малахова и Маркова, 1994) . Вид нуждается в дальнейшем изучении. Для близкого вида, сибирско-дальневосточного опушечно-лесного *H. gebleri* Ledeb., мы дважды выявляли 2n = 18 в бассейне Амура (Пробатова, Соколовская, 1984).

Lobeliaceae

Lobelia sessilifolia Lamb., **2n = 28** (А. С.). АО, Селемджинский р-н, левобережье р. Селемджа, 14 км к югу от пос. Норск, напротив пристани Дагмара, заболоченный лиственничник, 1976 г., № 4438, Н. Пробатова.

Восточносибирско-дальневосточный лугово-болотный вид. Для *L. sessilifolia* число хромосом 2n = 28 было выявлено также на материале из Приморского края, Камчатки и Сахалина, кроме того, и в Японии (Хромосомные..., 1969), в том числе с о-ва Хоккайдо (Index..., 1991). Указание 2n = 14 для *L. sessilifolia* из Приморского края (Шаталова, 2000) нуждается в подтверждении.

Lythraceae

Lythrum intermedium* Ledeb., **2n = 30 (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 3 км к северу от пос. Архара, влажный луг, 2001 г., № 8547, В. Капустина.

Сибирско-дальневосточный отмельно-луговой вид. На РДВ он наиболее распространен в бассейне Верхнего и Среднего Амура. Число хромосом определено для вида впервые. Гексаплоид (6х, при х = 5). В литературе приводятся и диплоидные виды рода *Lythrum* L. (с 2n = 10), однако у близкого к *L. intermedium* вида, почти космополитного *L. salicaria* L., известны только полиплоидные числа хромосом: 2n = 30, 50, 60 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1988, 1991, 2000, 2003; Агапова и др., 1990). Не исключено, что и у *L. intermedium* гексаплоидное число хромосом 2n = 30 окажется не единственным.

Onagraceae

Chamaenerion angustifolium (L.) Scop., **2n = 36** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 3 км от пос. Архара, опушка широколиственного леса, на гари, 2001 г., № 8748, В. Капустина.

Голарктический опушечно-лесной вид, с широкой экологической амплитудой. На РДВ число хромосом у вида исследовано впервые. Тем не менее *C. angustifolium* неплохо изучен в кариологическом отношении, что отражено в мировой литературе (где он представлен, в том числе, как *Epilobium angustifolium* L.). В подавляющем большинстве работ (в том числе, из Сибири) сообщается это же, тетраплоидное число хромосом 2n = 36; в некоторых работах для этого вида указывают также 2n = 18, 72 и 108, в том числе, из Китая и Японии (Хромосомные..., 1969; Index..., 1985, 1991, 1994, 2000, 2003; Агапова и др., 1993).

Polygonaceae

Persicaria bungeana (Turcz.) Nakai ex Mori, **2n = 20.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 17 км от с. Варваровка, сырой луг вдоль водоотводного канала, 2000 г., № 8862, А. Денисенко.

Преимущественно амурский (амуро-корейский?) отмельный, полусорный вид, относительно редкий на РДВ. Для него существовало до сих пор единственное определение хромосом — из района г. Хабаровска: 2n = 20 (Пробатова, Соколовская, 1989). Других данных в литературе не найдено. Диплоид (при x = 10).

P. lapathifolia (L.) S. F. Gray, **2n = 22.** АО, Октябрьский р-н, 17 км от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, болото между отвалами к югу в 80 м от геодезического сигнала, 2001 г., № 8704, А. Денисенко.

Почти голарктический отмельный, полусорный вид (заносный во многих странах южного полушария), чрезвычайно полиморфный. Антропофит. Следует отметить, что полиморфизм этого вида слабо отражается на его кариологической характеристике. Многочисленные авторы (в том числе из Сибири, Китая, Японии) почти единодушно приводят для него диплоидное число хромосом — 2n = 22 (также под синонимичными названиями «*Polygonum lapathifolium*», «*P. nodosum*»), и лишь редко — 2n = 44 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2000, 2003; Агапова и др., 1993). На РДВ *P. lapathifolia* был исследован в бассейне Амура и на островах залива Петра Великого (Пробатова, Соколовская, 1989 и новые данные): 2n = 22. Здесь надо заметить, что выявленное нами однажды число хромосом 2n = 24 в бассейне оз. Ханка было получено для образца с очень широкими пластинками листьев, который, при более узком понимании, должен относиться к особому виду — *P. komarovii* (Lévl.) Soják (Пробатова, Соколовская, 1989).

Primulaceae

Lysimachia davurica Ledeb., **2n = 42** (Э. Р.). АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 20 км от с. Варваровка, склон отвала западной экспозиции, 2001 г., № 8739, А. Денисенко.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-японский) опушечно-луговой вид. На РДВ он замещает *L. vulgaris* L. Отметим, что *L. davurica* — наиболее обычный вид вербейника на РДВ (единственный здесь желтоцветковый и с основным числом хромосом x = 7). В пределах *L. davurica* в последнее время мы постоянно наблюдаем 2 числа хромосом (с 2 уровнями плоидности) — 2n = 28 и 42 (4x и 6x), в то время как для *L. vulgaris* известны числа 2n = 28, 42, 56, 70, 84, 85, 86 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, и др.; Агапова и др., 1993). Кариологические расы *L. davurica* с 2n = 28 и 2n = 42 как будто не показывают четкой географической приуроченности: обе они выявляются на морских побережьях и на островах залива Петра Великого в Приморском крае (Пробатова и др., 1998 и новые данные), а 2n = 42 известно также из бассейна р. Раздольная (Суйфун) (Агапова и др., 1993); только 2n = 42 известно из Японии и Кореи (Index..., 1984, 1991, 1994 — как «*L. vulgaris* var. *davurica*»). Представляет интерес дальнейшее изучение распределения хромосомных рас в ареале *L. davurica*.

Rosaceae

Comarum palustre L., **2n = 28** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 5 км к северу от пос. Архара, влажный луг, 2001 г., № 8535, В. Капустина.

Голарктический болотный вид. Нами получено относительно редкое число хромосом 2n = 28, ранее не выявлявшееся на РДВ, где этот вид был исследован на Сахалине — 2n = 42 и на Чукотке — 2n = 36, 42 и 60 (Агапова и др., 1993). В литературе для *C. palustre* приводится целая серия чисел хромосом: 2n = 28, 36, 42, 60, 62,

62—64; однако преобладает, безусловно, 2n = 42 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981,1984, 1985, 1988, 1990, 1996; Агапова и др., 1993).

Crataegus dahurica Koehne et Schneid., **2n = 34** (Э. Р.). АО, Архаринский р-н, 5 км на восток от пос. Архара, пойма р. Архары, 2001 г., № 8533, В. Капустина.

Преимущественно восточносибирско-амурский опушечно-лесной вид. На РДВ вид исследован впервые. Это же, диплоидное число хромосом 2n = 34 было ранее определено у *C. dahurica* в Сибири (Читинская обл.), а также в Китае; оно же характеризует и остальные виды рода *Crataegus* L., представленные на РДВ (Index..., 1990, 1998; Агапова и др., 1993).

Fragaria mandshurica Staudt (2003, Bot. Jahrb. Syst. 2003, 124, 4 : 401), **2n = 14** (Э. Р.). АО, Благовещенский р-н, пос. Мухинка, правый берег р. Зея, в лесу, 2004 г., № 9248, А. Шатохина; Архаринский р-н, окр. пос. Архара, склон сопки, остепненный луг, 2001 г., № 8540, В. Капустина.

Преимущественно восточносибирско-амурский опушечно-луговой вид. Описан из КНР. По G. Staudt (2003), это вид отличается от *F. orientalis* Losinsk. более мелкими размерами всех частей растения, обоеполыми цветками, менее крупными пыльцевыми зернами: в сухом состоянии 10.8—30.9 мкр в диам. (*F. orientalis* — 13.7—34.0 мкр), диплоидным числом хромосом 2n = 14 (*F. orientalis* — 2n = 28), семянками 1.16—1.59 мм (0.8—1.04 мм — *F. orientalis*), отстоящим опушением черешков, цветоносов, цветоножек и столонов. Судя по карте распространения, приведенной у G. Staudt, в Приморском крае из этих видов встречается только *F. orientalis*, а *F. mandshurica* заходит на РДВ с запада и преимущественно распространен в бассейне Амура (на Нижнем Амуре отмечены оба вида). На РДВ этот вид исследован впервые: ранее число хромосом у *F. mandshurica* (2n = 14) было исследовано на образцах из Якутии, Забайкалья, а также из Монголии, Северо-Восточного Китая и КНДР (Staudt, 2003). Как считает, G. Staudt, тетраплоид *F. orientalis* распространен в зоне муссонного климата, вытесняя здесь своего диплоидного предка *F. mandshurica*.

Rubiaceae

Galium verum L., **2n = 44** (А. С.). АО, Шимановский р-н, 18 км к востоку от г. Шимановска, окр. ж.-д. станции Селеткан, опушка лиственнично-соснового леса, 1976 г., № 4646, Н. Пробатова.

Евразиатский скально-луговой вид, очень широко распространенный в южной половине РДВ. Очень полиморфный вид, что находит отражение и в числах хромосом: известны несколько уровней плоидности, наиболее обычна тетраплоидная раса (с 2n = 44).

Scrophulariaceae

+*Odontites vulgaris* Moench, **2n = 20.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 18 км от с. Варваровка, 2001 г., № 8700, А. Денисенко.

Евросибирско-центральноазиатский сорный вид, на РДВ — заносный. Исследован на РДВ впервые. Для него в литературе обычно приводится это же число хромосом 2n = 20 (иногда под синонимичными названиями «*O. rubra*» и «*O. serotina*») и лишь изредка также 2n = 18 и 2n = 40 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990, 1994, 2003; Агапова и др., 1993). Скорее всего, у вида существует тенденция к формированию полиплоидной расы (с 2n = 40).

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) БПИ ДВО РАН, г. Владивосток, и в гербарии Ботанического сада Амурского научного центра ДВО РАН, г. Благовещенск.

Благодарности

Авторы благодарят В. Н. Капустину за собранные ею живые образцы для исследования.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-455 и 04-04-49750).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Баркалов В. Ю. Род *Picris* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1992. Т. 6. С. 328—331.

Волкова С. А., Басаргин Д. Д. Числа хромосом видов флоры Хабаровского края // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 165—167.

Волкова С. А., Басаргин Д. Д., Горовой П. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 122—123.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* из южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1693.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811.

Волкова С. А., Бойко Э. В., Гавриленко И. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Приморского края // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 140—141.

Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток, 1973. Вып. 20. С. 47—62.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 12. С. 1985—1990.

Малахова Л. А., Маркова Г. А. Числа хромосом цветковых растений Томской области. Двудольные // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 103—106.

Недолужко В. А., Скворцов А. К. Род *Betula* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 13—24.

Павлова Н. С., Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Таксономический обзор семейства *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1989. Вып. 36. С. 20—47.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1208—1216.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом синантропных видов растений с Дальнего Востока России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 98—101.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом представителей семейств *Alismataceae, Hydrocharitaceae, Hypericaceae, Juncaginaceae, Poaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Sparganiaceae, Zannichelliaceae, Zosteraceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1700—1702.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края. Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 120—123.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae, Oleaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.* Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 85—88.

Пробатова Н. С., *Соколовская А. П.*, *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Ростовцева Т. С., *Нечаев А. А.* Хромосомные числа некоторых видов зонтичных, лютиковых и сложноцветных // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 220—224.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом представителей сем. *Alliaceae*, *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Poaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1426—1427.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: исследование флоры полуострова Камчатка // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1963. Т. 3. Вып. 15. С. 38—52.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: исследование флоры Приморского края // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1966. Т. 1. Вып. 3. С. 92—106.

Соколовская А. П., *Пробатова Н. С.*, *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1996. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 81. 188 p.

Index to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 94. 297 p.

Staudt G. Notes on Asiatic *Fragaria* species: III. *Fragaria orientalis* Losinsk. and *Fragaria mandshurica* spec. nov. // Bot. Jahrb. Syst. 2003. Bd 124. H. 4. S. 397—419.

SUMMARY

Chromosome numbers for 44 species from 39 genera (21 families) are presented.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 + 504.7.006 : 58

© И. М. Калиниченко

(*РЕЦЕНЗИЯ*). СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА ЗАПОВЕДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ РОССИИ. ВЫП. 2: СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ: [В 2 Ч.] / АВТОРЫ-СОСТАВИТЕЛИ: Ю. Д. НУХИМОВСКАЯ, И. А. ГУБАНОВ, Л. С. ИСАЕВА-ПЕТРОВА, Г. А. ПРОНЬКИНА; ОТВ. РЕД. В. Н. ПАВЛОВ; КООРДИНАТОР ПРОЕКТА А. К. БЛАГОВИДОВ. М., 2003. Ч. 1. С. 1—403; Ч. 2. С. 404—783

I. M. KALINICHENKO. (*A REVIEW*). THE CURRENT STATE OF THE BIOLOGICAL DIVERSITY WITHIN PROTECTED AREAS IN RUSSIA. 2ND ISSUE: VASCULAR PLANTS / AUTHORS-COMPILERS: JU. D. NUKHIMOVSKAYA, I. A. GUBANOV, L. S. ISAEVA-PETROVA, G. A. PRONKINA; EDITOR-IN-CHARGE V. N. PAVLOV; PROJECT COORDINATOR A. K. BLAGOVIDOV. MOSCOW, 2003. PT. 1. P. 1—403; PT. 2. P. 404—783

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет, каф. высших растений
Факс (095) 939-18-27
E-mail: kaliniche@mail.ru
Поступила 11.10.2004

Под эгидой Всемирного союза охраны природы (МСОП), Министерства природных ресурсов Российской Федерации и Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия начато издание фундаментальных обобщающих сводок по биологическому разнообразию на заповедных территориях России.

В 2003 г. вышли в свет 2 выпуска: первый посвящен позвоночным животным, второй (в 2 частях) — сосудистым растениям.

Рецензируемый второй выпуск состоит из «Предисловия», «Введения», «Библиографического списка» и собственно сводных данных «Сосудистые растения заповедников России», в конце которых приведена картосхема заповедников России.

В «Предисловии» координатор программы по охраняемым природным территориям и экологическим сетям Представительства МСОП для России и СНГ А. К. Благовидов вводит в суть проблемы оценки биологического разнообразия на заповедных и охраняемых территориях России, указывает источники финансирования этой работы и ее издания.

Во «Введении», написанном Ю. Д. Нухимовской и И. А. Губановым, изложены история изучения и обобщения материалов по биологическому разнообразию заповедников России, цели, задачи и принципы построения настоящего издания. Указаны источники информации, сообщается, что в работе приняло участие свыше 60 специалистов из заповедников и других научных учреждений.

В «Библиографическом списке» приведена литература по общим вопросам и отдельно по каждому заповеднику, использованная при составлении рецензируемой сводки.

Основную часть издания (с. 38—781) занимает сводный список «Сосудистые растения заповедников России». Удачно выбран «альбомный» формат издания. Широкое поле разворота четной и нечетной страниц позволяет зрительно целиком увидеть имеющуюся информацию. Весь фактический материал расположен в виде таблицы. В таблице по горизонтали помещены названия 88 заповедников России (из 100 на июнь 2003 г.), по которым имеются флористические сведения. По вертикали даны названия таксонов по семействам. Наличие или отсутствие того или иного таксона в конкретном заповеднике видно на пересечении координат (в прографке таблицы). В итоговой горизонтальной графе при каждом таксоне указано число заповедников, в котором данный вид отмечен. На последних 2 страницах (с. 780, 781) показано число видов в каждом заповеднике. Нумерация таксонов позволяет здесь же указать и их общее число.

Оказалось, что на территории 88 заповедников обитает 7920 видов и подвидов сосудистых растений, относящихся к 193 семействам, что составляет около 67 % от всей природной российской флоры, разнообразие которой по литературным сведениям оценивается в 11 911 видов, подвидов и в том числе гибридов. Публикуемые материалы уточняют представление об охвате заповедниками редких видов. В сводке одной звездочкой (*) отмечены виды, включенные в Красную книгу РСФСР (1988), двумя звездочками (**) — в международный Красный список МСОП. В 80 заповедниках зарегистрировано 258 видов (включая 1 разновидность) из 465 (56 %) видов Красной книги РСФСР. В 64 заповедниках обнаружено 49 % видов сосудистых растений, отмеченных для России из международного Красного списка МСОП.

Такой далеко не полный перечень конкретных сведений свидетельствует об огромном массиве информации, заложенной в этом издании. Поражает не только объем информации, но и тот огромный, трудоемкий, кропотливый труд авторов-составителей, который они проделали для ее сбора, осмысления, анализа и размещения в тексте-таблице. Даже «сухая» цифра — 742 страницы сводного списка говорит сама за себя. Эта созданная и откорректированная база данных по сосудистым растениям заповедников России является ценнейшим материалом для работы ботаников, флористов не только в заповедниках, но и во всех регионах России.

Нельзя не упомянуть и об источниках информации, которые использовали авторы-составители. Это прежде всего очень небольшое число более или менее полных опубликованных за последнее время флористических списков по заповедникам. Далее — это новые редакции ранее опубликованных списков, откорректированные самими авторами или последующими исследователями в заповедниках, и наконец, флористические списки, подготовленные авторами-составителями настоящей сводки по литературным данным, но проверенные и дополненные сотрудниками заповедников. К сожалению, по некоторым заповедникам опубликованные списки видов далеки от полноты, поэтому и в рецензируемой сводке они страдают этим же недостатком.

Установление прямой и обратной связи с заповедниками (а мы все прекрасно знаем, как это не просто сделать при всеобщей нашей занятости), корректировка, уточнение, дополнение сведений и т. д. — весь этот нелегкий труд тоже лег на плечи авторов-составителей, что хотелось бы также отметить.

Назначение работы выходит за рамки ценной информации и составления уточненной базы данных по сосудистым растениям заповедников. Она может служить

основой для разработки централизованной программы по инвентаризации флоры заповедников и другим ботаническим исследованиям, направленным на сохранение биоразнообразия.

Публикация данных по суммарной флористической репрезентативности заповедников и тот факт, что 31 % видов произрастает только в одном, а свыше половины (56 %) видов отмечены лишь в 1—3 заповедниках, заставляют задуматься о необходимости дальнейшего и срочного расширения заповедной сети и решения всех возникающих в связи с этим вопросов на самых различных уровнях власти.

Искать в опубликованной работе недостатки — дело неблаговидное. Вполне возможно, что в такой массив информации вкрались и неточности, и опечатки. Не в этом суть. Издание, на мой взгляд, следует рассматривать как «живой организм», как фундамент, на котором будет строиться дальнейшая работа по изучению флоры и растительности не только в заповедниках, но и в регионах России. Совершенно очевидно, что рецензируемая сводка послужит стимулом для интенсификации флористических исследований в заповедниках, а главное, она призвана стимулировать сотрудников заповедников к публикациям новых, наиболее полных флористических списков по своим территориям. И как пожелание, хотелось бы увидеть в ближайшем обозримом будущем новое, второе издание этой сводки со всеми возникшими и необходимыми дополнениями, уточнениями и чтобы в этой работе участвовали все заповедники России.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 5)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Symplocarpus egorovii N. S. Pavlova et V. Neczaev sp. nov. 753
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce **var. triploideum Ameljcz. et Malachova var. nov.** 750
Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. **var. krylovii Ameljcz. et Malachova var. nov.** 750
Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. **var. krylovii Ameljcz. et Malachova f. angustifolium Ameljcz. f. nov.** 752
Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. **var. krylovii Ameljcz. et Malachova f. ovatum Ameljcz. f. nov.** 752

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 5)

Page

Kuvaev V. B., Voropanov V. Ju. Altitudinal distribution of vascular plants in the basin of the Bolshaya Bootankaga River (western part of Byrranga Mts., Taimyr) 633

Godin V. N. Variability of floral characters of *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) in the Central and South-Eastern Altai. 2. Heteromorphic coenopopulations 655

COMMUNICATIONS

Stenina A. S. Diatoms in the plankton of Kostyanoi Nos Cape lakes («Nenetsky» Nature Reserve) 669

Kovaleva G. V. Microalgae of the Abrau Lake (Krasnodar Region) 681

Bazhina E. V. Pollen viability and shoot variability of *Abies sibirica* trees damaged by *Melampsorella cerastii* 696

Zhuravleva E. N., Ipatov V. S. Interrelations between plant species in boggy pine forests in the North-Western Russia. 1. Influence of ecological factors formed by tree stand on moss and herb-dwarf-shrub layers 702

Sheremet N. V. The structure of clover-grass mixture with participation of *Festuca arundinacea* (*Poaceae*) on level opencut spoil banks in the Kuzbas 712

Telegova O. V. The regularities of synanthropization of the plant cover of the Visimsky Nature Reserve (Middle Urals) 723

Neshatayeva V. Yu., Chernyagina O. A., Czernyadjeva I. V. Rare communities of the hot spring surroundings in the Mutnovsky Volcano area (Southern Kamchatka) . . . 731

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Amelchenko V. P. New taxa of the genus *Polygonatum* (*Convallariaceae*) from Siberia 749

Pavlova N. S., Nechaev V. A. A new species of the genus *Symplocarpus* (*Araceae*) from the southern Russian Far East 753

FLORISTIC RECORDS

Yudin M. M., Tretjakova A. S., Knjasev M. S. Floristic records in the «Pripyshminskiye Bory» National Park (the Middle-East Urals) 759

COLLECTIONS

Shhagapsoev S. H. The Herbarium of the Kabardin-Balkar State University 764

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Kurkin K. A. A method of estimation of the productivity of water-meadow pastures in the Oka River flood-plain, based on ecological and genetic classification 768

CHROMOSOME NUMBERS

Probatova N. S., Shatokhina A. V., Rudyka E. G. Chromosome numbers of some dicotyledons of the flora of the Amur Region 779

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Kalinichenko I. M. (*A review*). The current state of the biological diversity within protected areas in Russia. 2nd issue: Vascular plants / Compilers: Ju. D. Nukhimovskaya, I. A. Gubanov, L. S. Isaeva-Petrova, G. A. Pronkina; editor-in-charge V. N. Pavlov; project coordinator A. K. Blagovidov. Moscow, 2003. Pt. 1. P. 1—403; Pt. 2. P. 404—783 793
Index of new plant names 796

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 5)

Стр.

Куваев В. Б., Воропанов В. Ю. Высотное распределение сосудистых растений в бассейне реки Большая Боотанкага (западная часть гор Бырранга, Таймыр) 633

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 2. Гетероморфные ценопопуляции . . . 655

СООБЩЕНИЯ

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в планктоне озер мыса Костяной Нос (заповедник «Ненецкий») 669

Ковалева Г. В. Микроводоросли озера Абрау (Краснодарский край) 681

Бажина Е. В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов *Abies sibirica*, пораженной ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) 696

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах северо-запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов 702

Шеремет Н. В. Структура клеверозлаковой травосмеси с участием *Festuca arundinacea* (*Poaceae*) на спланированных вскрышных отвалах в Кузбассе 712

Телегова О. В. Закономерности синантропизации растительного покрова Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал) . . 723

Нешатаева В. Ю., Чернягина О. А., Чернядьева И. В. Редкие растительные сообщества термальных местообитаний района Мутновского вулкана (Южная Камчатка) 731

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Амельченко В. П. Новые таксоны рода *Polygonatum* (*Convallariaceae*) из Сибири 749

Павлова Н. С., Нечаев В. А. Новый вид рода *Symplocarpus* (*Araceae*) с юга Дальнего Востока России 753

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Юдин М. М., Третьякова А. С., Князев М. С. Флористические находки в национальном парке «Припышминские Боры» (Среднее Зауралье) 759

КОЛЛЕКЦИИ

Шхагапсоев С. Х. Гербарий Кабардино-Балкарского государственного университета 764

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Куркин К. А. Методика оценки продуктивности пастбищ Окской поймы на основе эколого-генстической классификации 768

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области 779

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Калиниченко И. М. (*Рецензия*). Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2: сосудистые растения: [в 2 ч.] / Авторы-составители: Ю. Д. Нухимовская, И. А. Губанов, Л. С. Исаева-Петрова, Г. А. Пронькина; отв. ред. В. Н. Павлов; координатор проекта А. К. Благовидов. М., 2003. Ч. 1. С. 1—403; Ч. 2. С. 404—783 793
Указатель новых названий растений 796

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 5. 633—800.